

Heinrich Walter
Siegmar-W. Breckle

Ökologie der Erde
Band 1

Ökologische
Grundlagen
in globaler Sicht

UTB
GROSSE
REIHE

Gustav
Fischer

Dant Agelli

I. 86

Zürich

UTB
FÜR WISSEN
SCHAFT

UTB

FÜR WISSEN SCHAFT

Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage

Birkhäuser Verlag Basel · Boston · Stuttgart

Wilhelm Fink Verlag München

Gustav Fischer Verlag Stuttgart

Francke Verlag München

Harper & Row New York

Paul Haupt Verlag Bern und Stuttgart

Dr. Alfred Hüthig Verlag Heidelberg

Leske Verlag + Budrich GmbH Opladen

J. C. B. Mohr (Paul Siebeck) Tübingen

R. v. Decker & C. F. Müller Verlagsgesellschaft m. b. H. Heidelberg

Quelle & Meyer Heidelberg

Ernst Reinhardt Verlag München und Basel

K. G. Saur München · New York · London · Paris

F. K. Schattauer Verlag Stuttgart · New York

Ferdinand Schöningh Verlag Paderborn · München · Wien · Zürich

Eugen Ulmer Verlag Stuttgart

Vandenhoeck & Ruprecht in Göttingen und Zürich

Ökologie der Erde

Heinrich Walter · Siegm.-W. Breckle

Band 1: Ökologische Grundlagen in globaler Sicht

Band 2: Spezielle Ökologie der Tropischen
und Subtropischen Zonen

Band 3: Spezielle Ökologie der Gemäßigten
und Arktischen Zonen



Ökologische Grundlagen in globaler Sicht

Heinrich Walter · Siegm. W. Breckle

132 Abbildungen und 24 Tabellen

Gustav Fischer Verlag · Stuttgart

Anschrift der Verfasser

Prof. Dr. Heinrich Walter
Universität Hohenheim
Postfach 700 562
D-7000 Stuttgart 70

Prof. Dr. Siegm. W. Breckle
Universität Bielefeld
Postfach 8640
D-4800 Bielefeld 1

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Walter, Heinrich:

Ökologie der Erde

Heinrich Walter ; Siegm. W. Breckle.

Stuttgart : Fischer

(UTB für Wissenschaft / Grosse Reihe)

NE: Breckle, Siegm. W.:

Bd. 1. → Walter, Heinrich: Ökologische Grundlagen
in globaler Sicht

Walter, Heinrich:

Ökologische Grundlagen in globaler Sicht

Heinrich Walter ; Siegm. W. Breckle. –

Stuttgart : Fischer, 1983.

(Ökologie der Erde

Heinrich Walter ; Siegm. W. Breckle ; Bd. 1)

(UTB für Wissenschaft / Grosse Reihe)

ISBN 3-437-20297-9

NE: Breckle, Siegm. W.:

© Gustav Fischer Verlag Stuttgart 1983

Wollgrasweg 49, 7000 Stuttgart 70 (Hohenheim)

Alle Rechte vorbehalten

Einbandgestaltung: Alfred Krugmann, Stuttgart

Satz: Bauer & Bökeler Filmsatz GmbH, Denkendorf

Druck und Einband: Friedrich Pustet, Graphischer Großbetrieb, Regensburg

Printed in Germany

ISBN 3-437-20297-9

Vorwort

Des Menschen Werk auf Erden kann vergehen,
Doch Leben stets im Wandel wird bestehen.

Eine Schwierigkeit der heutigen biologischen Wissenschaften ist das Überangebot an Einzelheiten, erarbeitet von den verschiedensten Spezialisten. Dadurch wird den Studierenden die Erfassung des Ganzen sehr erschwert, zumal die einführende Vorlesung, die der erfahrenste Vertreter eines sehr großen Fachgebietes gab, heute nicht mehr gehalten wird. Die Qualität dieser Vorlesung war oft für die Wahl der engeren Studienrichtung beim begabten Anfänger ausschlaggebend.

Zwar fehlt es heute nicht an vielen Symposien, auf denen sich Fachkollegen eines bestimmten, oft sehr engen Teilgebietes zu einem eng umrissenen Problem äußern, auch nicht an Sammelwerken mit erschöpfenden Literaturhinweisen, in denen die neuesten Untersuchungsergebnisse über bestimmte Funktionen veröffentlicht werden, aber die Synthese, d. h. die *Darstellung der großen Zusammenhänge vom Ganzen ausgehend* wird nicht gegeben.

Viele für die Wissenschaft wertvolle Bausteine bilden nur einen Steinhäufen, wenn man sie nicht, bildlich gesprochen, zu einem sinnvollen Gebäude oder einem künstlerisch wertvollen Mosaikbild zusammenfügt. Erst wenn das Gebäude oder das Bild in groben Umrissen, also im Entwurf erkennbar ist, kann man durch gezielte Untersuchungen die fehlenden Bausteine erarbeiten. Sonst bleibt es dem Zufall überlassen, ob man unter den vielen Steinen einige verwendbare Bausteine findet. Das gilt insbesondere für die *Synthese auf ökologischem Gebiet*, weil die heutige, vorwiegend physiologisch-biochemische Forschung analytisch ausgerichtet ist und sich vor allem einseitig mit den Vorgängen beschäftigt, die sich *quantitativ physikalisch-chemisch erfassen und erklären lassen*. Zu diesem Zweck werden kurzfristige Versuche unter nicht den Verhältnissen in der freien Natur entsprechenden Laboratoriumsbedingungen durchgeführt und nach dem amerikanischen Motto «publish or perish» sofort veröffentlicht.

Der Ökologe hat es dagegen mit Vorgängen zu tun, die sich über die ganze Vegetationszeit und unter dauernd wechselnden Bedingungen vollziehen. Dabei spielen nicht nur quantitative,

sondern auch qualitative Erscheinungen eine Rolle, z. B. Wachstumsvorgänge, die zu qualitativen Änderungen führen, Entwicklungsvorgänge von der Keimung über die vegetative Phase zur generativen, die schwer quantitativ faßbaren Wettbewerbsverhältnisse, das Zusammenwirken aller Umweltfaktoren usw. Nur vom Ganzen ausgehend sind die einzelnen Teile verständlich und nicht umgekehrt.

Bei der hier vorliegenden Synthese kann es sich nur um einen ersten Versuch in globaler Sicht handeln, vorwiegend gestützt auf eigene weltweite Erfahrungen unter Auswertung der bereits vorliegenden Bausteine in der Hoffnung, daß dieser Entwurf die weitere ökologische Forschung in ähnlicher Weise anregen möge, wie es vor fast einem Jahrhundert «SCHIMPER's Pflanzegeographie auf physiologischer Grundlage» tat.

Es handelt sich zugleich um eine Neuauflage und Neubearbeitung der «Vegetation der Erde» (H. WALTER: Band I, 1962; 3. Aufl. 1973; Band II 1968 / Jena und Stuttgart), die inzwischen vergriffen ist. Doch wurde die einseitige Gliederung der Erde in Vegetationszonen inzwischen verlassen und durch eine ökologische Gliederung ersetzt (WALTER 1976). Denn die Vegetation ist nur eine, wenn auch besonders bedeutsame lebende Komponente der ökologischen Systeme und sollte nicht isoliert von den anderen Komponenten behandelt werden. Die wichtigste und von den anderen unabhängige Komponente ist das Klima.

Diese neue Darstellung bedeutet für den Erstautor den Abschluß seiner über 60jährigen ökologischen Forschung, für den Mitautor den Beginn einer zusammenfassenden, synthetischen Arbeit. Wenn dabei über die ökologische Vegetationskunde hinaus auch die verschiedenen Nachbargebiete berücksichtigt werden, so ist dies *mehr als eine Anregung gedacht* an die entsprechenden Vertreter der Nachbarwissenschaften, die noch bestehenden großen Lücken auszufüllen und ihre Forschung auch auf das *gesamte Ökosystem hin auszurichten*. Erst wenn man die natürlichen ökologischen Grundlagen der ganzen Erde einigermaßen kennt, wird man die richtigen Maßnahmen zur Abwendung der

bestehenden Gefahren ergreifen können. Viel Zeit dazu ist nicht zu verlieren.

Für die «Ökologie der Erde» in der Reihe «UTB – Für Wissenschaft» sind drei Bände vorgesehen:

Im Band 1 werden allgemein ökologische Fragen, die in Bd. 2 und 3 als bekannt vorausgesetzt werden, möglichst in globaler Sicht behandelt, um die Einseitigkeit aus der Sicht der Verhältnisse in den am meisten untersuchten nördlich gemäßigten Zonen zu vermeiden. In den anderen Bänden werden die «Speziellen ökologischen Verhältnisse» für die einzelnen Klimazonen der Erde getrennt besprochen, soweit sie bereits bekannt sind: Band 2: «Tropische und Subtropische Zonen»; Band 3: «Gemäßigte und Arktische Zonen».

Da es sich um ein Lehrbuch handelt, sollen nicht möglichst viele Einzelheiten angeführt werden, sondern es wird eine Synthese ange-

strebt, d. h. eine Gesamtübersicht der wichtigsten ökologischen Probleme in globaler Sicht im Rahmen der Geo-Biosphäre, also des Makroschehens. Für kritische Bemerkungen und Ergänzungen sind wir sehr dankbar.

Auf die Darstellung der molekularbiologischen und der biochemischen Grundlagen, sowie auf Modelle, für die gut gesicherte Grundlagen im globalen Ausmaße noch fehlen, wird verzichtet.

Unser besonderer Dank gilt dem Gustav Fischer Verlag in Stuttgart für das immerwährende Entgegenkommen, ebenso dem Herstellungsleiter Herrn B. Gaebler für seine steten Bemühungen, die für uns eine große Erleichterung darstellten. Bei den technischen Arbeiten und den Korrekturen waren uns unsere Frauen, Dr. Erna Walter und Uta Breckle, wie auch Frau Dr. M. Rahmann in dankenswerter Weise sehr behilflich.

Weihnachten 1982

Professor Dr. Heinrich Walter
Universität Hohenheim
D-7000 Stuttgart 70

Professor Dr. Siegm.-W. Breckle
Fakultät Biologie der Universität
D-4800 Bielefeld

Inhalt

1	Einleitung	1	4.2.2	Phytomasse und Stoffproduktion des Eichenmischwaldes in der Waldsteppe	60
1.1	Übersicht über die Forschungsbereiche der Ökologie	1	4.2.3	Kurzer Kreislauf: Die Streuschicht (Zusammensetzung und Abbau)	62
1.2	Beziehungen zwischen Geo- und Hydro-Biosphäre	3	4.2.4	Langer Kreislauf: Die Herbivoren des Eichenmischwaldes	66
1.3	Der Salzaustausch zwischen Hydro- und Geo-Biosphäre	4	4.3	Ökosysteme mit krautiger Vegetation	68
2	Die Geo-Biosphäre in der geologischen Vergangenheit	6	4.4	Ökosysteme der Wüsten	72
2.1	Entstehung der Kontinente, Kontinentalverschiebung und Plattentektonik	6	4.5	Ökosysteme mit einer Mineralisierung durch Feuer	73
2.2	Die Besiedlung des Festlandes durch Organismen	9	4.5.1	Das vom Feuer abhängige Ökosystem einer Heide in Südaustralien	73
2.3	Florenreiche und Tierregionen	11	4.5.2	Natürliche Brände in allen Teilen der Erde	77
3	Ökologische Gliederung der Geo-Biosphäre	15	4.6	Kurzgeschlossener Stoffkreislauf durch Mykorrhiza	81
3.1	Prinzipien der Gliederung	15	4.7	Abhängige Ökosysteme ohne Produzenten	83
3.2	Klimadiagrammtypen und die großen ökologischen Einheiten der Geo-Biosphäre: Zonobiome und Zonoökotone	18	5	Grundvoraussetzungen für aktive Lebensvorgänge: Temperatur und Hydratur. Ihre absoluten Grenzwerte	86
3.3	Orobiome und Pedobiome sowie Eu-Biome	24	5.1	Temperaturbereiche	86
3.4	Das Biogeozön mit den Synusien. Biogeozönkomplexe	27	5.2	Hydraturgrenzen des Lebens	88
3.5	Schema der Rangstufenfolge der ökologischen Einheiten	29	5.2.1	Poikilohydre Pflanzen	88
3.6	Wie weit sind Tierarten zonal verbreitet?	29	5.2.2	Homoiohydre Pflanzen	94
3.7	Tropische und subtropische sowie humide und aride Gebiete	32	5.2.3	Sekundär poikilohydre Pflanzen	96
3.8	Salzbodentypen in Abhängigkeit vom Ariditätsgrad	36	5.2.4	Besondere Anpassungen der homoiohydren Angiospermen an die Hydraturverhältnisse	99
4	Terrestrische Ökosysteme und ihre Besonderheiten	40	5.2.5	Die Halophyten	103
4.1	Die zwei Kreisläufe beim Ökosystem	40	6	Der Wettbewerbsfaktor und die Wurzelkonkurrenz	110
4.2	Beispiel eines Laubwald-ökosystems	44	6.1	Allgemeines	110
4.2.1	Die Synusien der Krautschicht, ihre Photosynthese und der Assimilathaushalt	54	6.2	Zur Analyse des Wettbewerbsfaktors	114
			6.2.1	Wüchsigkeit und Konkurrenzkraft	114
			6.2.2	Höhenwachstum im Konkurrenzkampf	114
			6.2.3	Lichtverhältnisse und Wettbewerbsfähigkeit	115
			6.3	Wurzelkonkurrenz	116
			6.4	Lebensform und Wettbewerbsfähigkeit	120

6.5	Zeigerwerte einzelner Pflanzenarten	122	8.4	Der Assimilathaushalt	171
6.6	Die Beziehungen zwischen Synusien einer Pflanzengemeinschaft: Dominante, abhängige und komplementäre Arten	123	8.5	Der Assimilathaushalt verschiedener Lebensformen	172
6.7	Kritisches zur Pflanzensoziologie mit Bemerkungen zur Vegetationskunde in der USSR	125	8.6	Veränderung des Assimilathaushalts durch Außenfaktoren	173
7	Sukzessionslehre – Klimax – Zonale Vegetation	129	8.7	Produktion von Pflanzenbeständen und der Blattflächenindex	176
7.1	Kritik der primären Sukzessionen und des Klimaxbegriffs	129	8.8	Vegetationsdichte und Niederschlagshöhe in Wüsten	177
7.2	Die Struktur der zonalen Urwälder	131	8.9	Kontrahierte Vegetation	179
7.3	Vegetation der periglazialen Zone im Spätpleistozän	135	8.10	Die Bedeutung der Bodenarten für die Wasserverhältnisse und die Vegetation in Trockengebieten	187
7.3.1	Beziehungen zwischen Steppen- und Tundraarten	135	9	Gesetz der relativen Standortskonstanz. Ökotypen und Ökokline	190
7.3.2	Periglaziale Steppen des Spätglazials	138	9.1	Das Gesetz der relativen Standortskonstanz und des Biotopwechsels	190
7.4	Die Vegetationsabfolgen im Postglazial	141	9.2	Ökotypen und Ökokline	193
8	Assimilathaushalt und Primärproduktion in humiden und ariden Gebieten in ökologischer Sicht	144	10	Beispiel eines Vegetationsmosaiks in den Tropen: Venezuela	199
8.1	Die Photosynthese von C3- und C4-Pflanzen, sowie der Diurnale Säurerhythmus	144	10.1	Allgemeines	199
8.2	Photosynthesemessungen im Gelände	145	10.2	Relief von Venezuela	201
8.3	Die Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation von Außenfaktoren	146	10.3	Klima von Venezuela	201
8.3.1	Die Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation von der Lichtintensität	147	10.4	Vegetationstypen von Venezuela (Zonobiom mit Subzonobiomen)	205
8.3.2	Abhängigkeit der Netto-Photosynthese von der Temperatur	156	10.5	Die Orobioime von Venezuela	211
8.3.3	Abhängigkeit der Netto-Photosynthese vom CO ₂ -Gehalt der Luft und vom Wind	162		Literaturverzeichnis	217
8.3.4	Der Kohlensäuregehalt der Luft und die Bodenatmung	166		Sachregister	229
				Die «Spezielle Ökologie der einzelnen Klimazonen» wird in Band 2 «Tropische und Subtropische Zonen» (= Zonobiome I–III) und in Band 3 «Gemäßigte und Arktische Zonen» (= Zonobiome IV–IX) behandelt. Jedes Zonobiom wird gegliedert in die Abschnitte: 1. Klima, 2. Boden, 3. Produzenten, 4. Konsumenten, 5. Destruenten, 6. Ökosysteme, 7. Gliederung in Biome, 8. Orobioime, 9. Pedobiome, 10. Zonoökotone.	

1 Einleitung

1.1 Übersicht über die Forschungsbereiche der Ökologie

Die Ökologie beschäftigt sich ganz allgemein mit den Beziehungen der lebenden Organismen untereinander und mit ihrer unbelebten Umwelt. Sie ist somit eine *biologische Wissenschaft*, die jedoch auf verschiedene Nachbargebiete übergreift. Dort, wo es kein Leben gibt, wie z. B. auf dem Monde, kann man auch keine ökologische Forschung betreiben. Doch ist eine schärfere Abgrenzung der Ökologie gegenüber den anderen biologischen Wissenszweigen notwendig.

Innerhalb der Biologie im weitesten Sinne unterscheidet man drei Grundeinheiten – die *Zelle*, den *Organismus* und die *Lebensgemeinschaft*. Mit den pflanzlichen und tierischen Zellen, die in ihrer submikroskopischen Struktur und in dem Ablauf der grundlegenden Lebensvorgänge weitgehend übereinstimmen, beschäftigen sich heute die Elektronenmikroskopie, die *Molekularbiologie* und die *Biochemie* ebenso wie die *Genetik*.

Die phylogenetische Entwicklung von den einzelligen Organismen zu den vielzelligen und bis zu den höchstentwickelten Typen verlief in 2 Richtungen: Es entstanden die pflanzlichen Organismen einerseits und die tierischen andererseits, die sich anatomisch, morphologisch und physiologisch so stark unterscheiden, daß sich zwei biologische Teildisziplinen mit ihnen beschäftigen – die *Phytologie (Botanik)* mit den Pflanzen und die *Zoologie* mit den Tieren.

Auf der obersten Stufe: der Lebensgemeinschaft – der Biozönose – hat es sich in letzter Zeit herausgestellt, daß die Pflanzengemeinschaften (Phytozönosen) untrennbar mit den von ihnen abhängigen Gemeinschaften der Tiere verbunden sind und daß sie zusammen mit den Umweltfaktoren (Klima und Boden) komplizierte offene Systeme bilden, die man als *Ökosysteme* bezeichnet. Mit diesen Ökosystemen, aus denen die größeren Lebensräume – die *Biome* bestehen, die alle zusammen die *Biosphäre* unserer Erde bilden, beschäftigt sich die

Ökologie, die wir hier in globaler Sicht behandeln wollen.

Die ökologische Forschung setzt eine *integrale Behandlung* der Probleme, von einer möglichst breiten Basis ausgehend, voraus. Sie muß im Gelände unter den wechselnden Bedingungen der Umwelt und unter Berücksichtigung des Wettbewerbsfaktors durchgeführt werden. Die *integrale Behandlung, die zu einer Synthese führt, ist das wesentliche Merkmal der Ökologie im eigentlichen Sinne*. Die «Autökologie» oder «Ökophysiologie», die mehr analytisch und neuerdings immer mehr im Laboratorium arbeitet und einzelne Spezialprobleme untersucht, ist eigentlich eine Physiologie mit einer ökologischen Fragestellung (LANGE et al. 1981). Ihre Ergebnisse muß die integrale Forschung selbstverständlich ebenfalls berücksichtigen, ihre Gültigkeit unter den natürlichen stets wechselnden Bedingungen in der freien Natur jedoch sehr kritisch überprüfen.

Das Ökosystem ist ein kompliziertes Wirkungsgefüge zwischen den *abiotischen Komponenten* der Umwelt (Klima und Boden) und den biotischen Komponenten, die aus den *Produzenten* – den autotrophen grünen Pflanzen –, den *Konsumenten* – vor allem den tierischen Organismen, und den *Destruenten* (Mikroorganismen u. a.), bestehen (vgl. Teil 4).

Gekennzeichnet wird ein Ökosystem durch seinen *Stoffkreislauf*: Eingeleitet wird dieser mit den bei der Photosynthese der grünen Pflanzen gebildeten organischen Verbindungen, die als Nahrung für die Konsumenten dienen. Die Reste der pflanzlichen und tierischen Organismen werden dann von den Destruenten völlig abgebaut, die dabei entstehenden mineralischen Nährstoffe wieder von der Pflanze aufgenommen. Damit ist der Stoffkreislauf geschlossen.

Parallel zu diesem erfolgt ein *Energiefluß*; denn bei der Photosynthese wird zugleich die Energie der Sonnenstrahlung in den Assimilaten als chemische Energie festgelegt, die dann von den Konsumenten und Destruenten verbraucht wird (vgl. 4.1).

Auch bei den Ökosystemen haben sich je nach der Umwelt zwei Typen ausgebildet, die ihrer Struktur nach sehr verschieden sind – auf

dem Festland die *terrestrischen* und in den Gewässern die *aquatischen Ökosysteme*.

Erstere lassen sich räumlich meist leicht abgrenzen, da sie an bestimmte Phytozönosen oder besser Biogeozöne gebunden sind, während die aquatischen Ökosysteme in größeren Wasserbecken untereinander meist keine scharfen Grenzen besitzen.

Verschiedene Ökosysteme, die bestimmte Beziehungen zueinander aufweisen, bilden charakteristische größere Lebensräume, für die sich die Bezeichnung Biome (terrestrische oder aquatische) eingebürgert hat. Alle Biome faßt man schließlich zusammen zu der größten ökologischen Einheit – der *Biosphäre*. Auch bei dieser unterscheidet man die *Geo-Biosphäre* auf den Landmassen sowie die *Hydro-Biosphäre* der Wasserbecken und Wasserströme.

Wir werden uns ausschließlich mit der Geo-Biosphäre befassen; mit der Hydro-Biosphäre beschäftigen sich die Spezialgebiete Hydrobiologie, bzw. Ozeanographie und Limnologie.

Die oben genannten terrestrischen Einheiten bis zu kleinräumigen Ökosystemen sollen behandelt werden, wobei wir uns zunächst in diesem ersten Band mehr auf allgemeine Fragen beschränken.

Die Geo-Biosphäre umfaßt die bodennahe Schicht der Atmosphäre, soweit die Pflanzen in sie hineinreichen (maximal 100m) sowie die obere Schicht der Lithosphäre, den Boden (auch als Pedosphäre bezeichnet), der von den Pflanzen durchwurzelt wird. Nur in dieser halten sich auch die tierischen Organismen dauernd auf, wenn sie sich auch vorübergehend beim Fliegen oder passiv im latenten Lebenszustand durch den Wind in höhere Luftschichten erheben können. In Höhlen findet man Leben tiefer unter der Erdoberfläche.

Die Hydro-Biosphäre reicht dagegen bis in die größten Tiefen der Ozeane hinab.

Wie verschieden ihrer Struktur nach die Hydro-Biosphäre und die Geo-Biosphäre sind, geht aus folgendem hervor:

Bei den *aquatischen Ökosystemen* sind die Produzenten, wenn wir von der schmalen Uferzone, dem Litoral, absehen, im Wasser schwebende, autotrophe Algen, meist einzellige Formen oder Zellkolonien, die einen Teil des Planktons bilden. Sie vermehren sich durch Teilung sehr rasch. Da sie Licht für die Photosynthese brauchen, kommen sie nur in den oberen noch durchleuchteten Schichten der Gewässer vor. Sie dienen als Nahrung für die tierischen

Organismen des Mikro- und Makroplanktons, diese wiederum größeren Tieren bis hinauf zu den Fischen und im Wasser lebenden Säugetieren, bzw. den Raubvögeln, die ihre Beute aus dem Wasser holen. Alle toten organischen Abfälle dieser Organismen werden von Destruenten im Wasser oder in der Schlammschicht am Grunde der Gewässer mineralisiert. *Die in den Wasserbecken vorhandene Phytomasse (das gesamte Trockengewicht der Produzenten) ist klein, dagegen die primäre Produktion, d.h. die im Laufe eines Jahres von den Produzenten gebildete organische Trockenmasse infolge der raschen Vermehrung der Algen relativ groß.* Da diese primäre Produktion den Tieren als Nahrung dient und zu einem erheblichen Teil in ihre Körpersubstanz (sekundäre Produktion) übergeführt wird, *ist die Zoomasse (Trockengewicht der Konsumenten) im Vergleich zur Phytomasse sehr groß, im Mittel oft mehr als das 15fache.*

Ganz anders sind die Verhältnisse bei den *terrestrischen Ökosystemen* der Geo-Biosphäre. Die Produzenten sind hier Höhere Pflanzen, neben denen die Niederen Pflanzen nur eine unbedeutende Rolle spielen. Bei den Höheren Pflanzen entfällt auf die Organe, die der Photosynthese dienen, nur ein kleiner Teil der Phytomasse, zu der auch die chlorophyllosen Sproß- und Wurzelorgane gehören. Bei den Holzpflanzen bleibt auch das tote Kernholz bis zum Tode des Baumes in die Phytomasse mit einbezogen. *Deshalb ist die stehende Phytomasse immer sehr groß, insbesondere bei Waldbeständen. Im Vergleich dazu ist die jährlich produzierte organische Trockensubstanz, d.h. die primäre Produktion relativ klein,* um so mehr als die photosynthetisch wirksamen Zellen sich nicht mehr teilen und meist nicht das ganze Jahr hindurch tätig sind. Nur ein kleiner Teil der Phytomasse, nur ein oder wenige Prozent, dient den oberirdisch lebenden Tieren als Nahrung, *so daß ihre Zoomasse ebenfalls gering ist* und im Mittel viel weniger als 1% der Phytomasse ausmacht. Als Mittel für alle terrestrischen und aquatischen Ökosysteme der Biosphäre werden für das Verhältnis zwischen Phytomasse und Primärproduktion folgende Relativzahlen angegeben:

	Phyto- masse		Primär- produktion
Terrestrische Ökosysteme	14	:	1
Aquatische Ökosysteme	1	:	350

Die Hydrosphäre mit den Weltmeeren bedeckt eine Fläche von $361,1 \times 10^6 \text{ km}^2$ oder 71 % der Erdoberfläche. Sie ist mehr als doppelt so groß wie die Geo-Biosphäre mit allen Kontinenten, die eine Oberfläche von $148,9 \times 10^6 \text{ km}^2$ besitzen oder 29 % der Erdoberfläche (vgl. die genaueren Angaben in UTB 14, WALTER 1979, 4. Aufl., pp. 289–293).

1.2 Beziehungen zwischen Geo- und Hydro-Biosphäre

Geo- und Hydrobiosphäre sind keine voneinander ganz unabhängigen Teile der Biosphäre, vielmehr stehen sie durch einen ständigen Wasseraustausch miteinander in Verbindung. Dieser Wasseraustausch ist natürlich auch die Grundlage für einen gewissen Stoffaustausch. Der durch die Evaporation, d. h. Verdunstung, über den Weltmeeren gebildete Wasserdampf wird durch die Luftströmungen z. T. der Geo-Biosphäre zugeführt, wobei das Wasser als Regen auf diese niederfällt, um dann durch die Flüsse und Grundwasserströme wieder dem Meere zugeführt zu werden. Mit dem Wasserdampf erhält die Geo-Biosphäre auch latente Wärme, so daß nicht nur der Wasserhaushalt, sondern auch der Wärmehaushalt der Landmassen, somit auch deren Klima, durch die Weltwasserbilanz beeinflusst wird. Über letztere machen BAUMGARTNER und REICHEL (1975) folgende Angaben:

Die Gesamtwassermenge der Erde in flüssiger, gasförmiger oder fester Form beträgt $1\,384\,120\,000 \text{ km}^3$, also rund 1,4 Milliarden km^3 . Davon befinden sich 97,4 % als Salzwasser in den Weltmeeren, 2 % in Form von Eis (Polareis, Meereis, Gletscher) und nur 0,6 % als Süßwasser auf dem Festland (0,58 % als Grundwasser oder Bodenfeuchte und 0,02 % in Seen und Flüssen). Die in der Atmosphäre befindliche Wasserdampfmenge ist mit 0,001 % verschwindend gering. Von der Oberfläche der Weltmeere verdunsten im Mittel jährlich $425\,000 \text{ km}^3$ ($= 1176 \text{ mm}$) an Wasser, wobei $385\,000 \text{ km}^3$ als Regen wieder auf die Oberfläche der Weltmeere zurückfallen. Die Differenz von $40\,000 \text{ km}^3$ ($= 110 \text{ mm}$) wird den Festländern vom Meer als Regen zugeführt. Von der Festlands Oberfläche verdunsten im Mittel jährlich $71\,000 \text{ km}^3$ ($= 480 \text{ mm}$) an Wasser, während die gesamte auf das Festland fallende Regenmenge also

$111\,000 \text{ km}^3$ ($= 748 \text{ mm}$) beträgt. Die Differenz von $40\,000 \text{ km}^3$ ($= 266 \text{ mm}$) fließt wieder in die Weltmeere zurück, wodurch der Evaporationsüberschuß der Weltmeere gedeckt ist. Die pro Jahr im Umlauf befindliche Wassermenge ist auf der Gesamterde rund $500\,000 \text{ km}^3$ ($= \text{rund } 1000 \text{ mm}$), doch nur 18 % des gesamten Umsatzes entfallen auf die Landflächen.

Die Verteilung der Landmasse auf die Nord- und Südhalbkugel ist asymmetrisch und zwar ist die Festlandfläche nördlich vom Äquator rund zweimal größer als südlich davon. Der Abfluß zum Meere beträgt auf der Nordhalbkugel etwa $25\,000 \text{ km}^3$, auf der Südhalbkugel nur $15\,000 \text{ km}^3$. Die Differenz fließt als Meeresstrom über den Äquator hinweg von Norden nach Süden. Zum Ausgleich muß dieselbe Wassermenge als Wasserdampf über den Äquator in umgekehrter Richtung der Nordhalbkugel zugeführt werden und damit zugleich etwa $600 \times 10^6 \text{ kcal}$ ($2520 \times 10^6 \text{ kJ}$) an latenter Wärme pro Jahr. Diese Wärmemenge erhält die Erdoberfläche auf der Nordhemisphäre zusätzlich. Das trägt dazu bei, daß das Klima des Festlandes auf der Nordhalbkugel etwas wärmer ist als das der Südhalbkugel, was für unsere weiteren Betrachtungen von Bedeutung ist. Außerdem findet ein Wärmeaustausch zwischen den Meeren und den Festländern noch durch die Winde statt.

Die Hydro-Biosphäre ist außerdem für die Konstanzhaltung des CO_2 -Gehalts der Atmosphäre von Bedeutung. Die in den Weltmeeren gelöste CO_2 -Menge ist etwa 6mal größer als die in der Atmosphäre enthaltene. In wärmeren Meeresgebieten fällt zudem noch schwerlösliches CaCO_3 aus, oft unter Mitwirkung von Organismen.

Die gelöste Kohlensäure steht im Gleichgewicht mit dem Partialdruck des CO_2 in der Luft. Steigt letzterer, so löst sich mehr CO_2 ; fällt der Partialdruck, so gibt das Weltmeer, das wie ein Puffer wirkt, CO_2 an die Atmosphäre ab. Ein weiterer Stoffaustausch zwischen Geo-Biosphäre und Hydro-Biosphäre findet durch die im Flußwasser gelösten Stoffe und die mitgeführte Trübe statt. In letzter Zeit ist infolge von Verschmutzung der Flüsse durch Abwässer die dem Meere auf diese Weise zugeführte Menge an Stoffen in beängstigender Weise gestiegen. Wertvolle Nährstoffelemente wie der Phosphor gehen damit dauernd der Geo-Biosphäre verloren. Denn eine Rückführung derselben erfolgt nur durch die Nutzung der Meerestiere für die

menschliche Ernährung oder aber erst in geologischen Zeiträumen, wenn ein Schelfmeer durch Landhebung im Laufe der geologischen Geschichte zu einem Teil des Festlandes wird. Das ist für den Salzaustausch zwischen Meer und Festland von Bedeutung, den wir im nächsten Abschnitt besprechen wollen. Obgleich verschiedene Wechselwirkungen zwischen der Geo-Biosphäre und der Hydro-Biosphäre bestehen, so sind doch die ökologischen Verhältnisse, wie wir gesehen haben, bei beiden so grundlegend verschieden, daß man sie getrennt behandeln muß, was aber in den Lehrbüchern der allgemeinen Ökologie meist nicht geschieht. Wir werden uns dagegen im folgenden nur mit den ökologischen Systemen der Geo-Biosphäre befassen.

Den Übergang zwischen den aquatischen und den terrestrischen Ökosystemen bilden die semiaquatischen, die nur zeitweise überschwemmt sind oder sich durch einen dauernd hohen Grundwasserstand auszeichnen. Soweit bei ihnen die Produzenten vorwiegend aus Moosen oder bewurzelten Höheren Pflanzen bestehen, werden wir sie zusammen mit den terrestrischen Ökosystemen behandeln, z. B. die Moore oder die Mangroven u. a.

1.3 Der Salzaustausch zwischen Hydro- und Geo-Biosphäre

Eine ökologisch bedeutsame Rolle in den Beziehungen zwischen der Hydro-Biosphäre und der Geo-Biosphäre spielt der Salzfaktor. Unter den verschiedenen leicht löslichen Salzen ist das Natriumchlorid (NaCl) der Hauptbestandteil des Meersalzes und auf dem Festland in ariden Gebieten ebenfalls weit verbreitet.

Außer dem NaCl gibt es nur sehr wenige chlorhaltige Mineralien. Das Vorkommen von Chlor entspricht somit im wesentlichen dem Vorkommen von NaCl . Über die Verteilung von Chlor auf der Erde macht RUBEY (1951) folgende Angaben:

Chlormenge im Meerwasser der Hydro-Biosphäre	$276 \times 10^{14} \text{ t}$
Chlormenge in Meeressedimenten des Festlandes	$30 \times 10^{14} \text{ t}$
Chlormenge in kristallinen Gesteinen des Festlandes	$5 \times 10^{14} \text{ t}$

Bei den Meeressedimenten ist der Chlorge-

halt auf das in ihnen bei der Sedimentation mit eingeschlossene NaCl des Meerwassers zurückzuführen. Bei der Verwitterung dieser Gesteine auf dem Festland wird das NaCl vom Regen ausgewaschen und durch die Flüsse wieder ins Meer zurückgeführt. In abflußlosen Wüstengebieten dagegen schwimmen die spärlichen Regen das Salz nur in die Senken, wo das Wasser verdunstet und das Salz sich anreichert. Es bilden sich dort Salzböden oder Salzpflanzen. Man findet deshalb diese vor allem in Wüsten mit anstehenden Meeressedimenten (jurassischen, kretazischen, tertiären), wie z. B. in der nördlichen Sahara. Wenn jedoch kristalline oder vulkanische Gesteine anstehen, ist eine Salzanreicherung weniger ausgeprägt.

Wir können somit feststellen, daß fast *alle Salzanreicherungen auf dem Festland marinen Ursprungs sind*, selbst in den Wüsten Zentralasiens.

Eine andere Möglichkeit der Salzzufuhr vom Meere auf das Festland erfolgt durch die Atmosphäre. Nach KORTE (1980) handelt es sich insgesamt um eine Menge von jährlich 10^8 t NaCl .

An Küsten mit ständiger starker Brandung wird Meerwasser in erheblichem Ausmaß in Form feiner Tröpfchen verstäubt. Aber auch auf dem freien Meer wird durch Wellenschlag und Wind ein feines, salzhaltiges Aerosol erzeugt. Das Wasser der feinen Tröpfchen verdunstet und der verbleibende sehr feine Salzstaub wird vom Seewind weit ins Land transportiert. Die Salze gelangen auf den Boden, werden jedoch im humiden Klima durch die Niederschläge ständig in die Flüsse ausgewaschen und durch diese wieder dem Meer zugeführt. Man spricht von einem *Salzzyklus* oder von *zyklischem Salz*. Ist dagegen das Klima der Meeresküste arid, so wird der Zyklus unterbrochen, das Salz reichert sich auch in diesem Falle im abflußlosen Gebiet an und wird wiederum nur durch die spärlichen Regenfälle von den Erhebungen in die Mulden gewaschen. Es entstehen ebenfalls Salzpflanzen mit Salzböden und Salzseen. In der trockenen Jahreszeit, wenn die Oberfläche der Salzpflanzen austrocknet und sich mit einer weißen Salzkruste bedeckt, wird Salz stark ausgeblasen und kann weiter landeinwärts verfrachtet werden. Im ariden Südwestaustralien haben sich auf diese Weise unzählige Salzpflanzen und viele Salzseen, selbst noch einige hundert Kilometer von der Küste entfernt, gebildet. Es wurde festgestellt, daß der Salzstaub in der Luft, der durch Regen niederge-

geschlagen wird, pro Jahr in 300 km Entfernung von der Küste 40 kg pro ha und in 600 km Entfernung noch etwa 10 kg pro ha beträgt (TEAKLE, 1937). Zyklisches Salz könnte auch in zahlreichen weiteren ariden Gebieten einen erheblichen Anteil an der Akkumulation von Salzen in abflußlosen Becken haben, z. B. im Iran (vgl. BRECKLE 1981), zumal im Regenwasser immer gewisse Salzmengen enthalten sind, die zwischen 5 und 20 ppm NaCl liegen.

In der Namibnebelwüste (Südwestafrika) mischt sich das versprühte Meerwasser dem Nebel bei und wird mit dem Treibnebel bis zu 50 km weit landeinwärts transportiert, was eine Verbrackung der äußeren Namib bedingt (WALTER 1936 und im Druck).

Die Salzsümpfe des Faulen Meeres (Siwasch) zwischen der Krim und dem Festland trocknen im Sommer aus. Das Salz von der Oberfläche wird als Staub der südlichsten Steppezone zugeführt, so daß in diesem Bereich leicht versalzte «Solonezböden» entstehen.

Salzböden bilden sich oft auch im Rückzugsgebiet eines Meeres aus, wie z. B. in der Kaspischen Niederung (WALTER 1982). Hier erfolgt dann nachträglich durch Frühlingsschmelzwasser eine Umverteilung des Salzes, wobei die höheren Teile des Geländes entsalzt, die tieferen dagegen zunehmend versalzt werden. Auch beim Austrocknen von großen Süßwasserseen bleiben Salzböden zurück, da selbst im Süßwasser stets Spuren von NaCl enthalten sind. Der große Süßwassersee Bonneville in Utah (USA) mit einer Fläche von 31 800 km² und einer Tiefe von 300 m trocknete in der Postglazialzeit bis auf den im Mittel nur 5 m tiefen und um vieles kleineren «Großen Salzsee» bei Salt Lake City aus. Um ihn findet man heute weite Flächen mit festem Salz (FLOWERS & EVANS, 1966, vgl. WALTER 1971/72). Ähnliches gilt für das Tote Meer in Palästina und den früheren Lisansee. Die Kawire Irans hingegen scheinen ganz anderer Entstehung zu sein, (GABRIEL 1957, KRINSLEY 1970, SCHARLAU 1958, BRECKLE 1981). Es wird hier angenommen, daß keine Seebecken vorhanden waren, sondern daß im Laufe langer geologischer Zeiträume tektonische Senkungs-zonen durch die große Schotter-, Sand- und Tonfracht der episodisch von den Hängen ab-

fließenden Gewässer ausgefüllt wurden. Dort, wo das Wasser auf den weiten abgelagerten Tonflächen ausläuft und verdunstet, werden sich die gelösten Salze anreichern. Diese salzigen Tonflächen werden als *Takyre* bezeichnet. Die Kawire entsprechen einem Kranz von solchen Takyrf Flächen.

Salzböden findet man außerdem auf dem Festland an allen Meeresküsten vor allem im Gezeitenbereich. Wenn das Klima humid ist, bilden sie meist nur einen schmalen Streifen am Strand, weil das Salz vom Regen ausgewaschen wird und Grundwasserströme mit süßem Wasser ständig in der Höhe des Meeresspiegels ins Meer fließen. Ist dagegen das Klima arid und die potentielle Verdunstung sehr hoch, so kann an sehr flachen Küsten das Meerwasser im Boden weit in das Land vordringen und eine Versalzung weiter Flächen bedingen (z. B. Rann of Katch, W-Indien).

Marinen Salzursprungs ist natürlich auch das Salz der sekundären Salzböden, die in künstlich bewässerten Gebieten entstehen, wenn das Grundwasser infolge der Bewässerung so stark ansteigt, daß die Bodenoberfläche durch Kapillaranstieg vom Grundwasser her befeuchtet wird. Das Wasser verdunstet an der Oberfläche, die im Wasser gelösten Salze reichern sich an, so daß eine Salzkruste entsteht und die Böden für eine weitere Kultur unbrauchbar werden. Dieser Grundwasseranstieg muß unbedingt vermieden werden. Deshalb gilt die Regel: *Keine Bewässerung ohne Entwässerung*, sonst verhält sich das bewässerte Feld wie eine abflußlose Senke. Jedes für die Bewässerung benutzte Flußwasser enthält NaCl, zuweilen nur in Spuren, und auch dieses Salz stammt aus Sedimentgesteinen des Einzugsgebietes des Flußes. Solche sekundär versalzten Böden sind in Mesopotamien besonders verbreitet, wo die Bewässerung schon in babylonischen Zeiten betrieben wurde und allmählich zur Verwüstung führte. Aber auch in den modernen Bewässerungsgebieten tritt durch Unachtsamkeit leicht eine Verbrackung ein. Ausgedehnte landwirtschaftlich genutzte Flächen sind dadurch in vielen Ländern, selbst im californischen Längstal, in ihrer Produktivität erheblich beeinträchtigt oder gar wertlos geworden.

2 Die Geo-Biosphäre in der geologischen Vergangenheit

2.1 Entstehung der Kontinente, Kontinentalverschiebung und Plattentektonik

Dem Ökologen ist das geschichtliche Denken im allgemeinen fremd. Er versucht, die heutigen Verhältnisse rein kausal durch das Zusammenwirken der gegenwärtigen Faktoren zu erklären. Der heutige Zustand der Geo-Biosphäre ist jedoch das Ergebnis einer sehr langen Entwicklung. Die Vergangenheit hat viele Spuren hinterlassen, die man nur verstehen kann, wenn man die früheren Verhältnisse mit berücksichtigt (Paläo-Ökologie). Deshalb müssen wir auf gewisse historische Tatsachen in aller Kürze hinweisen, aber nur soweit sie für das Verständnis der heutigen Geo-Biosphäre notwendig sind. Die früher von vielen Forschern vertretene Permanenztheorie nahm an, daß die Verbreitung der Meere und Kontinente in der Vergangenheit der heutigen entsprach. Nur die Möglichkeit von Hebungen und Senkungen im Bereiche von Schelfmeeren und damit die Ausbildung von gewissen Landbrücken zwischen den Kontinenten wurde für möglich gehalten. Denn es ist unzweifelhaft, daß ein Austausch von Pflanzen- und Tierarten zwischen den Kontinenten stattgefunden hat. Aber für die Erklärung verschiedener verbreitungsbiologischer Probleme genügen diese Annahmen nicht.

Es war deshalb für die Biogeographen eine Erlösung, als WEGENER 1915 mit seiner Theorie der Kontinentalverschiebung und Polwanderung hervortrat (5. Auflage 1936), die von KÖPPEN und WEGENER (1924) unter Einbeziehung der Klimate der Vorzeit noch weiter ausgebaut wurde.

IRMSCHER (1922, 1929) und sein Schüler STUDDT (1926) wiesen nach, daß durch diese Theorie die heutige Verbreitung verschiedener Pflanzensippen eine plausible Erklärung findet, wobei man sowohl die Kontinentalverschiebung als auch die Polwanderung berücksichtigen muß.

Im Gegensatz zu den Biologen stieß die WEGENER'sche Theorie bei den Geophysikern und Geologen zunächst auf strikte Ablehnung.

Denn die Ansicht WEGENER's, daß die Kontinentalschollen auf einer schweren zähflüssigen Sima-Masse driften, war mit den Vorstellungen der Geophysik unvereinbar.

Eine völlige Wende trat erst in den letzten 2 Jahrzehnten ein, als die Tatsachen des Paläomagnetismus bekannt wurden und die Ergebnisse der vom US-Tiefseebohrschiff «Glomar Challenger» seit 1968 in sämtlichen Meeren durchgeführten Bohrungen am Grunde der Tiefsee vorlagen. Durch die neuen Erkenntnisse des Paläomagnetismus gelang es, die frühere Lage der Kontinente zueinander und zu den Polen zu beweisen. Die Lage der magnetischen Pole hat sich im Laufe der geologischen Zeitperioden wesentlich verändert.

Die Tiefseebohrungen erlaubten es andererseits, den Mechanismus der Kontinentaldrift durch die Theorie der Plattentektonik und der Meeresboden-Ausweitung (Sea-floor spreading) von mittelozeanischen Rücken aus zu erklären. Die Kontinentalplatten werden auf eine mit den geophysikalischen Vorstellungen übereinstimmende Weise auseinandergeschoben. Die heute beste Erklärungsmöglichkeit liefert eine Theorie, die Konvektionsströme des Magmas annimmt.

Zwar ist im einzelnen noch vieles im Fluß und in der Diskussion und manche Probleme sind noch nicht befriedigend gelöst, an der Kontinentalverschiebung jedoch besteht heute kein Zweifel mehr. Einen kurzen zusammenfassenden Überblick über den derzeitigen Stand der Frage mit vielen die Theorie bekräftigenden Tatsachen aus dem Gebiet der Zoogeographie gibt THENIUS (1977).

Die Kontinentalplatten haben nach den seismischen Untersuchungen eine durchschnittliche Dicke von 30–35 km und ragen tief in den äußeren Erdmantel hinein. Sie sind geologisch alt und bestehen aus spezifisch leichten, vorwiegend granitischen Gesteinen. Dagegen ist die Erdkruste am Boden der Ozeane im Mittel nur 6 km dick und setzt sich unter der oberen dünnen Sedimentschicht aus spezifisch schweren Basalten und einer dritten kompakten Tiefenschicht (Gabbro oder Peridotit) zusammen.

Im Gegensatz zu den Kontinentalplatten er-

wies sich der Boden der Ozeane als geologisch relativ jung. Die paläomagnetischen Daten und die paläontologischen Datierungen der Tiefsee-Sedimente ergaben, daß der älteste zentrale Teil vom Atlantik zwischen Nordamerika und Westafrika erst im Jura entstand. Auch im Pazifik sind als älteste Ablagerungen östlich von den Marianen nur solche aus der Jurazeit nachgewiesen, während sonst der Boden des Pazifik fast ausschließlich in der Kreide- und Tertiärzeit entstand.

Die heutige bedeutend größere Ausdehnung des Pazifik im Vergleich zum Atlantik kommt durch die größere Expansionsrate seines Ozeanbodens zustande von 5–20 cm jährlich, gegenüber nur 1–10 cm beim Atlantik. Noch jünger ist der Indische Ozean, dessen genauere Geschichte aber noch wenig bekannt ist. Nahe der vorderindischen Küste fand man als älteste Sedimente solche aus der Kreidezeit. Die indische Kontinentalscholle erreichte den asiatischen Kontinent von Süden herandrifend erst im älteren Tertiär.

Die Ausdehnung des Ozeanbodens geht von den mittelozeanischen Rücken nach beiden Seiten aus. Die Rücken haben einen zentralen Graben, aus dem das Material des darunter liegenden Mantels herausquillt, das mit zunehmender Entfernung vom Rücken sich abkühlt und schrumpft, was einen Abfall des Meeresbodens zu beiden Seiten des Rückens bedingt.

In diesem Zusammenhang ist ein sensationeller Befund im Bereich des mittelozeanischen Rückens bei den Galapagos-Inseln ökologisch besonders interessant (CORLISS und BALLARD 1977): In 2,5 km Tiefe lag dort die Temperatur des Wassers am Meeresgrund nur wenig über dem Gefrierpunkt, stieg jedoch über dem Rücken sprunghaft auf 17°C an. Zugleich wurde an mehreren Stellen an dem sonst leblosen Meeresgrund ein reiches Tierleben festgestellt und fotografiert. 30–40 cm große lebende Muscheln bedeckten die erstarrten Lavafelsen, oder es waren 45 cm lange Röhrenwürmer (*Pogonophora*) bzw. Seelilien und Krabben sowie Tintenfische u. a. vorhanden, die Tiefsee-Oasen mit einem eigenartigen Ökosystem bildeten: Durch die Risse der erkalteten Lava des Meeresgrundes drang das Meerwasser in die Tiefe, wobei es mit wärmeren Gesteinen in Berührung kam, um dann als warme Thermalquelle wieder auszutreten unter Bildung einer Wärmeoase. In der Tiefe reicherte sich das Wasser mit Metallsalzen an, die an der Austrittsstelle dann als Oxide ausgefällt wurden. Die Wasserproben enthielten an solchen Stellen die Isotopen Radon 222 und Helium 3, die tief im Erdinneren entstehen. Außerdem roch das Thermalwasser stark nach Schwefelwasserstoff, der sich in den Lavarissen

durch Reduktion der im Meerwasser enthaltenen Sulfate bildete. Dieser Schwefelwasserstoff wurde von autotrophen Schwefelbakterien zur Chemosynthese verwendet. Die Bakterien waren somit die Produzenten des Ökosystems der Oase und ermöglichten das Tierleben. Die Energiequelle für den Energiefluß war in diesem Falle nicht das Sonnenlicht, sondern neben der Wärme des Erdinneren die chemische Energie bestimmter anorganischer Substrate.

An einer anderen Stelle war der Boden dicht mit toten Muscheln bedeckt; offensichtlich war hier eine frühere Thermalquelle versiegt.

Zu gewissen geologischen Zeitepochen waren alle Kontinentalplatten zusammengefügt und bildeten die *Pangaea* noch im Permo-Karbon. Anfang der Trias waren es zwei große Landmassen: 1. *Laurasia* – dem heutigen Nordamerika, Europa sowie Asien entsprechend, aber ohne Südasien doch mit Indonesien, und 2. *Gondwana* – zusammengesetzt aus den Platten des heutigen Südamerika, Afrika mit Madagaskar, des Indischen Subkontinentes, Australiens mit Neuseeland und der Antarktis. Diese beiden Landmassen waren (jedoch nicht immer) durch ein Meer – die *Tethys* – das Urmittelmeer getrennt (Abb. 1). Das Urfestland, das bereits WEGENER in ähnlicher Ausdehnung angenommen hatte, konnte jedoch nicht die Oberfläche der Erdkugel in der heutigen Ausdehnung bedeckt haben. $\frac{2}{3}$ der Oberfläche mußten auf einen Urozean entfallen sein, über den und dessen späteren Verbleib keine genauen Angaben vorliegen.

Das veranlaßte CAREY (1958, 1968) darauf hinzuweisen, daß die ganze *Pangaea* lückenlos die Oberfläche des Erdballes bedecken würde, wenn man den Erdradius um $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ reduzierte. Die Annahme eines Urozeans wäre dann nicht notwendig; das Wasser müßte in diesem Falle ursprünglich fast die ganze feste Kruste der Erde bedeckt haben und zog sich dann erst, als sich die großen und tiefen Grabenbrüche zwischen den Kontinenten bildeten, in die sich ständig erweiternden Tiefseebecken zurück, wodurch erst Festland entstand.

Nach dieser Expansionstheorie von CAREY war der Erdball ursprünglich ein durch und durch kalter Planet, der sein Volumen allmählich vergrößerte z. B. durch radioaktive Vorgänge, wobei gleichzeitig die Temperatur im Erdinneren enorm anstieg, bis der gegenwärtige Zustand erreicht war. Gestützt wird diese Hypothese durch die Tatsache, daß auch die pazifische Küste von Nordamerika sich lückenlos an die Ostasiens anfügen läßt, wenn man einen entsprechend kleineren Radius der Erde annimmt. Doch hat sich diese Expansionstheorie, wie es den Anschein hat, noch nicht durchsetzen können, da man eine so starke Expansion nicht zu erklären vermag.

Die weitere Veränderung der Landmasse vollzog sich folgendermaßen (Abb. 1, unten):

Laurasia blieb lange Zeit erhalten. Im Norden war ein Zusammenhang über Grönland noch bis zum Eozän vor etwa 50 Millionen Jahren vorhanden. Island trennte sich erst vor etwa 20 Millionen Jahren ab, bzw. entstand weitgehend neu durch mächtige Schildvulkane.

Anders verhielt sich die südliche Gondwana-Landmasse. Die Bildung des Südatlantik, die zur Trennung von Südamerika und Afrika führte, erfolgte nach den heutigen Ansichten erst in der mittleren Kreidezeit. Von der Afrikanischen Platte spaltete sich Madagaskar ab, ebenso die Vorderindische Platte, noch bevor sich die Australische Platte von der Antarktik löste. Die Vorderindische Platte wurde nach Norden verschoben und stieß gegen den asiatischen Kontinent, wobei sich im Tertiär das Himalaya-Gebirgssystem bildete, dessen Hebung bis heute noch nicht abgeschlossen ist. Gleichzeitig wurde die Öffnung der Tethys nach Osten geschlossen (WHYTE 1976) und es entstand das große aride kontinentale Gebiet von Mittel- und Zentralasien. Im Eozän begann die Norddrift der Australischen Platte über viele Breitengrade nach Norden, gegen das südöstlichste Asien,

was zur Bildung der jungen Gebirge des nördlichen Neuguinea führt. Erst im jüngeren Alttertiär brach auch die Verbindung zwischen der Südspitze von Südamerika und der West-Antarktis ab, worauf die Antarktische Platte sich langsam zu der heutigen Lage am Südpol hin bewegte und vereiste. Neben der Veränderung der Lage der Festlandsplatten kam es im Tertiär zur Ausbildung ausgedehnter Gebirgssysteme. Die alpidische Gebirgsbildung erstreckt sich vom Atlas in Nordafrika über die Betischen Ketten sowie die Pyrenäen durch ganz Europa über die Alpen, Karpaten und die Illyrisch-Balkanischen Gebirge nach Vorderasien und dem Kaukasus sowie nach Mittelasien und zum Himalayasystem, dann weiter nach Japan sowie Kamtschatka im Norden und Neuguinea sowie Neuseeland im Süden. Ebenso entstanden in Amerika die Anden durch Subduktion, d.h. Untertauchen der ozeanischen Platte unter die leichtere kontinentale Platte. In Europa hat die alpidische Gebirgsbildung ihre Ursache in der Nordbewegung der großen afrikanischen Platte. Dabei entstand eine Scherbebewegung, die Spanien verdrehte, die Biscaya weiter öffnete und die Pyrenäen auffaltete. Der jüngste Bruch ist das ostafrikanische Grabensy-



Abb. 1: Die vermutliche Entstehung der Kontinente: Pangaea-Stadium im Permo-Karbon (oben links), Laurasia und Gondwana durch Tethys-Meer getrennt zu Beginn der Kreidezeit (oben rechts); einzelne Kontinente zu Beginn des Tertiärs (unten links) und heutige Lage (unten rechts). Linien = Mittelozeanische Rücken (aus Alexander-Atlas, Ernst Klett Verlag – Stuttgart).

stem mit der Fortsetzung im Roten Meer und Jordangraben mit dem Toten Meer. Das Rote Meer spaltete die Arabische Halbinsel ab, und drängte sie nach NE. Etwa im Spättertiär war die heutige Ausformung der Erdoberfläche im wesentlichen erreicht. Aber auch heute noch laufen Bruch- und Bewegungsvorgänge unvermindert weiter. Das wichtigste Ereignis im Pleistozän waren die mehrfachen Glazial- und Interglazialzeiten, insbesondere auf der Nordhemisphäre, deren genaue Ursachen man noch nicht kennt. Sie haben deutliche Spuren bis in die Gegenwart hinterlassen.

2.2 Die Besiedlung des Festlandes durch Organismen

Nachdem die Geschichte der Kontinente kurz geschildert wurde, muß auf ihre Besiedlung durch Pflanzen und Tiere eingegangen werden. Als erste Besiedler kommen nur autotrophe Pflanzen in Frage, die durch die Produktion von organischen Verbindungen die Existenzgrundlage für die heterotrophen Destruenten und Konsumenten schaffen (vgl. 1.1).

Als Zeitpunkt für das Auftreten der ersten Landpflanzen wird die Wende vom Oberen Silur zum Unteren Devon vor 400–370 Millionen Jahren genannt. Es waren kleinwüchsige *Psilophyten* – die Vorläufer der Pteridophyten (Gefäßkryptogamen).

Diese Aussage in den Lehrbüchern erweckt den Eindruck, daß es vorher keine Lebewesen auf dem Lande, sondern nur solche im Meere gab, was sicher nicht zutreffen dürfte.

Leben setzt das Vorhandensein von Wasser voraus. Dieses war von vornherein auf dem Festland vorhanden. Denn durch den Kreislauf des Wassers zwischen Meer und Festland (vgl. 1.2) hat es auf dem Festland geregnet. Es muß Flüsse und Wasserbecken mit Süßwasser gegeben haben und die Verwitterungsprodukte der Gesteine wurden vom Regen befeuchtet. Ebenso dürften die äquatorialen Gebiete besonders warm und feucht gewesen sein und die inneren kontinentalen besonders trocken. Somit dürfen wir annehmen, daß bereits die ersten Lebewesen – die Prokaryonten, d. h. die autotrophen ursprünglichen Cyanophyta (Blualgen) und die heterotrophen Schizomycetes (Bakterien) – die dauernd feuchten Rohböden besiedelten. Diese Organismen konnten bereits sehr einfa-

che Ökosysteme bilden. Mit fortschreitender Entwicklung der Lebewelt kamen eukaryotische Algen, Pilze und Protozoen hinzu. Alle diese Organismen können im Ruhezustand leicht durch die Luft verbreitet werden. Da jedoch diese Mikroorganismen auf dem Lande keine fossilen Spuren hinterließen, läßt sich ihre frühere Verbreitung auf dem Festland nicht nachweisen. Dagegen gab es in den Meeren bereits seit dem Kambrium kompliziert gebaute Algen mit Kalkskeletten, wie z. B. die Dasycladaceen, die marine Gesteine bildeten. Fossil kennt man von ihnen 120 Gattungen, rezent dagegen nur 10 Gattungen. Dasselbe gilt auch für verschiedene marine Tiergruppen. Die Kieselalgen (Diatomeen) traten erst im Tertiär auf.

Diese Urökosysteme konnten an der Boden- oder Gesteinsoberfläche nur eine dünne Haut bilden. Man findet sie heute noch auf Biotopen, die für die Besiedlung durch höhere Organismen nicht geeignet sind (vgl. 5.2.1). Von einer eigentlichen Vegetationsdecke, die als Ernährungsgrundlage für größere Tiere geeignet ist, kann man allerdings erst sprechen, nachdem das Festland durch Gefäßpflanzen (Kormophyten) besiedelt wurde, deren erste Vorläufer die Psilophyten sind. Wann die ersten Moose (Bryophyta) auftraten, die zu den Pteridophyten eine gewisse Verwandtschaft aufweisen, ohne ihre Vorläufer zu sein, weiß man nicht.

Die Psilophyten selbst müssen von Grünalgen (Chlorophyceen) abstammen, denn sie haben nur mit dieser Algengruppe folgendes gemeinsam:

1. die gleichen Chloroplasten-Farbstoffe,
2. dieselben Assimilate und zwar das Polysaccharid Stärke und
3. dieselbe chemische Verbindung als Zellwandsubstanz – die Cellulose.

Von den verschiedenen Ordnungen der Chlorophyceen kommen für die Abstammung der Psilophyten am ehesten die Chaetophorales in Frage und unter ihnen solche, die etwa der heutigen *Fritschiella tuberosa* entsprachen. Diese Bodenalge kommt in Afrika und Indien vor und hat einen relativ stark differenzierten Thallus: Von im Boden kriechenden Zellfäden gehen Fäden zur Bodenoberfläche ab und bilden über dem Boden verzweigte Fadenbüschel, deren Zellaußenwände eine Art Kutinisierung als Schutz gegen Austrocknung aufweisen. Aber zwischen solchen Algen und den Psilophyten mit richtigen Geweben und einem Leitbündel mit Tracheiden klafft eine weite Lücke. Verbin-

dende Übergangsformen wurden noch nicht gefunden.

Die Chaetophorales sind Süßwasseralgen und nur solche und nicht Meeresalgen kommen für die Abstammung der ersten höher organisierten Landpflanzen in Frage und zwar aus physiologischen Gründen (WALTER 1967d). Denn Salzböden sind für Kormophyten besonders ungünstige Biotope und wurden nur von wenigen spezifisch angepaßten Vertretern der Angiospermae sehr spät besiedelt. Wir bezeichnen diese ökologische Gruppe von Salzpflanzen als *Halophyten* (vgl. 5.2.5).

Gegen die Abstammung der Psilophyten von Meeresalgen spricht vor allem, daß weder *Natrium* noch *Chlor* lebenswichtige Elemente für die Pflanzen sind, mit Ausnahme der Meeresbewohner. Im Gegenteil, abgesehen von den Halophyten, ist *Natriumchlorid* für alle Landpflanzen ein Gift.

Es ist bezeichnend, daß unter Moosen und Gefäßkryptogamen echte Halophyten ganz fehlen.

Kein Moos kann im Meerwasser wachsen, nur ganz wenige tolerieren schwach brackisches Wasser: Im Mündungsgebiet der Elbe findet man z. B. die Moose *Pottia heimii*, *Amblyostegium compactum* und *Schistidium maritimum*.

Unter den Pteridophyten kommt *Asplenium maritimum* von Schottland bis Nordspanien in der Spritzwasserzone in Meeresnähe vor. Die Wedel werden nicht selten durch Tröpfchen von Meerwasser bespritzt, es handelt sich jedoch um regenreiche Gebiete, deshalb dürfte der Boden weitgehend salzfrei sein.

Ebenso ist der Mangrovenfarn *Acrostichum aureum* kein Halophyt. Er wächst in Ostafrika nur in der Brackwassermangrove der Flußmündungen, wo der Salzgehalt des Bodens sehr gering ist oder eine Versalzung ganz fehlt (WALTER und STEINER 1936).

Auch an der regenreichen Küste Brasiliens findet man *Acrostichum* außerhalb der Hochwasserzone zusammen mit halophoben Pflanzen, wie *Crinum* gleich unterhalb der Uferböschung, auf der Palmen wachsen, also dort, wo das süße Grundwasser ins Meer austritt. Bodenproben aus dieser Zone ergaben in 100 ml Bodenlösung an der Oberfläche 0,65–0,68 g NaCl und in 15 cm Tiefe 0,54–0,84 g, während der Chloridgehalt in der Mangrovenzone bis zu 2,5 g betrug (LAMBERTI 1969).

Halophile Gymnospermen sind ebenfalls nicht bekannt. Die merkwürdige *Welwitschia*

mirabilis, die in der Namibwüste Südwestafrikas vorkommt, meidet Salzböden, aber der potentielle osmotische Druck des Zellsaftes wird doch zu 20–25 % durch Chloride bedingt (WALTER 1936 a).

Die ökologische Gruppe der Halophyten unter den Angiospermae wird noch ausführlicher behandelt werden (s. S. 103).

Die Tatsache, daß man die Fossilfunde der ersten Kormophyten in Sedimenten früherer Meeresküsten findet, ist kein Gegenbeweis für die Abstammung von Süßwasseralgen. Vom ökologischen Standpunkt wären die günstigsten Standorte für den Übergang vom Leben im Wasser zum Landleben für die Höheren Pflanzen die Meereslagunen an den feuchten tropischen Meeresküsten, die nur durch eine Sandbarre vom Meer getrennt sind, aber Süßwasser mit einer reichen Algenflora enthalten. In diese Lagunen fließt vom Festland her ein ständiger Grundwasserstrom mit süßem Wasser, so daß die Böden der niedrigen Ufer immer feucht und völlig salzfrei sind. Sie weisen heute eine üppige halophobe Sumpflvegetation auf. Neuerdings glaubt SCHAARSCHMIDT (1974) in Schlickablagerungen einer früheren Meeresküste des Unterdevons an der Mosel fossile Reste eines sukkulenten Halophyten gefunden zu haben, dessen Zugehörigkeit zu den Psilophyten er jedoch selbst mit einem Fragezeichen versieht. Nach der Abbildung zu urteilen, könnte man eher an einen gegliederten Thallus einer Phaeophyceae mit leitenden Elementen denken, der auf den Strand gespült wurde. Braunalgen kommen jedoch wegen ihrer chemischen Zusammensetzung als Vorfahren der Kormophyten nicht in Frage.

Nachdem die Höheren Pflanzen das Festland erobert hatten, war die Voraussetzung für die allmähliche Besiedlung durch echte Landtiere bis zu den Riesenauriern in der Jurazeit und den Säugetieren im Tertiär und schließlich den Menschen gegeben.

Aber im Gegensatz zu den Landpflanzen sind die Landtiere letzten Endes alle marinen Ursprungs. Das gilt sowohl für die Landformen unter den Gastropoda als auch unter den Annelida, Arthropoda und Chordata, wenn auch ein Teil der Vertebrata und zwar die Tetrapoda direkt von den Quastenflossern (Crossopterygia), die Süßwasserfische waren, abstammen.

Mit der marinen Herkunft der Landtiere hängt es wohl zusammen, daß für sie im Gegensatz zu den Landpflanzen sowohl das Natrium als auch das Chlor lebenswichtige Elemente sind und daß selbst beim Menschen die Konzentration des Blutserums der vom Meerwasser nahe kommt (physiologische Kochsalzlösung).

Der Übergang vom Leben im Wasser zum

Leben auf dem Lande war für die Wirbeltiere einfacher als für die Kormophyten: Die Kiemen wandelten sich zu inneren Atmungsorganen (Lungen) um, die Flossen wurden zu 4 Extremitäten, mit denen eine Fortbewegung auf dem Lande ermöglicht wurde; die tierischen Organismen mit ihrem kompakten Körper und der kleinen äußeren Oberfläche erleiden viel geringere Wasserverluste durch die Transpiration im Vergleich zu den ortsgebundenen Landpflanzen mit ihrer großen der Lichtstrahlung ausgesetzten Blattoberfläche. Der Wasserbedarf der Tiere ist deshalb gering und kann durch die Aufnahme von wasserhaltiger Nahrung gedeckt werden oder durch direkte Wasseraufnahme aus auf dem Lande verstreuten Wasserquellen. Die beweglichen Tiere können ja diese jederzeit aufsuchen. Der Wasserhaushalt spielt deshalb bei ihnen nicht die Rolle wie bei den Pflanzen.

2.3 Florenreiche und Tierregionen

Die Höheren Pflanzen und Tiere konnten sich über das ganze Festland ausbreiten. Solange noch die Pangaea bestand, war das leicht möglich. Da auch zwischen Laurentia und Gondwana zwischendurch immer wieder eine Verbindung bestand, war ebenfalls ein Floren- und Faunenaustausch nicht ausgeschlossen. Eine gewisse Differenzierung der Flora und Fauna konnte durch klimatische Unterschiede ausgelöst werden. Im Permo-Karbon war z. B. ein Teil der Gondwana-Oberfläche um den damaligen Südpol vereist. Die Spuren dieser Eiszeit fanden die Geologen in Südafrika, Südastralien und Vorderindien, die noch nicht voneinander getrennt waren. Andererseits bildeten im Karbon die baumförmigen Pteridophyten in Äquatornähe nasse Wälder, die zur Ausbildung der Steinkohlenflöze führten.

In der Trias- und Jurazeit wurden die Pteridophyten durch die Gymnospermen abgelöst. Ihre Wälder aus *Taxodium*, *Sequoia* und *Meta-sequoia* trugen im Tertiär zur Braunkohlenbildung bei.

Aber kurz vor der Aufsplitterung von Gondwana in die einzelnen Kontinente in der unteren Kreidezeit traten die Angiospermae auf. Es gelang ihnen gerade noch sich über alle Kontinente auszubreiten und im Tertiär die Gymnospermae zu verdrängen. Heute herrschen die Angiospermae absolut vor und die Gymnosper-

mae kommen dominant nur noch in der klimatisch ungünstigen borealen Zone und auf nährstoffarmen moorigen Biotopen vor, es sind fast ausschließlich Vertreter der Nadelhölzer (Coniferae).

Die höchstorganisierte Gruppe der Tiere, die Säugetiere (Mammalia), traten später als die Angiospermae auf; von ihnen erreichten den Kontinent Australien nur die primitiveren Beuteltiere (Marsupialia) und auf die isolierten Inseln Neuseelands gelangte kein einziges Säugetier. Erst später konnten zwei Fledermaus-Arten dorthin hinüberfliegen.

Die folgende Entwicklung der Flora und Fauna vollzog sich in Anbetracht der weitgehenden Isolierung in verschiedener Richtung und zwar um so ausgeprägter, je früher die Isolierung eintrat. Das führte zur Ausbildung von 6 Florenreichen und entsprechend einer Anzahl von Tierregionen (Abb. 2).

Zur Unterscheidung der einzelnen Florenreiche verwendet man vor allem die großen taxonomischen Einheiten, wie Familien, aber auch Gattungen der Angiospermae. Die 6 Florenreiche sind: Holarktis, Paläotropis, Neotropis, Australis, Capensis und Antarktis.

Holarktis

Dieses Florenreich umfaßt die gesamte außertropische Landmasse der Nordhemisphäre, die sich erst sehr spät in einen neuweltlichen und altweltlichen Teil aufspaltete. Es ist das Hauptverbreitungsgebiet von solchen Familien wie der Salicaceae, Juglandaceae, Betulaceae, Fagaceae, Ranunculaceae, Cruciferae, Caryophyllaceae, Saxifragaceae, Rosaceae, Aceraceae u.a., von bestimmten taxonomischen Gruppen unter den Cyperaceae (vor allem *Carex*), unter den Gramineen und anderen Familien.

Eine gewisse Differenzierung innerhalb der Holarktis bewirkten die Glazialzeiten des Pleistozäns in der jüngsten geologischen Vergangenheit. Sie führten in Europa zum Aussterben des größten Teiles der Pliozänflora und damit zu einer floristischen Verarmung. Viele Familien (z. B. die Magnoliaceae, Hamamelidaceae, Styracaceae u.a.) kommen heute noch in Nordamerika und Asien vor, sind dagegen in Europa ausgestorben. Dasselbe gilt für eine sehr große Zahl von Gattungen (*Morus*, *Mahonia*, *Dicentra*, *Astilbe*, *Deutzia*, *Hydrangea*, *Physocarpus*, *Wistaria*, *Ampelopsis*, *Phlox* u.a.), die alle in unseren Gärten gut wachsen.

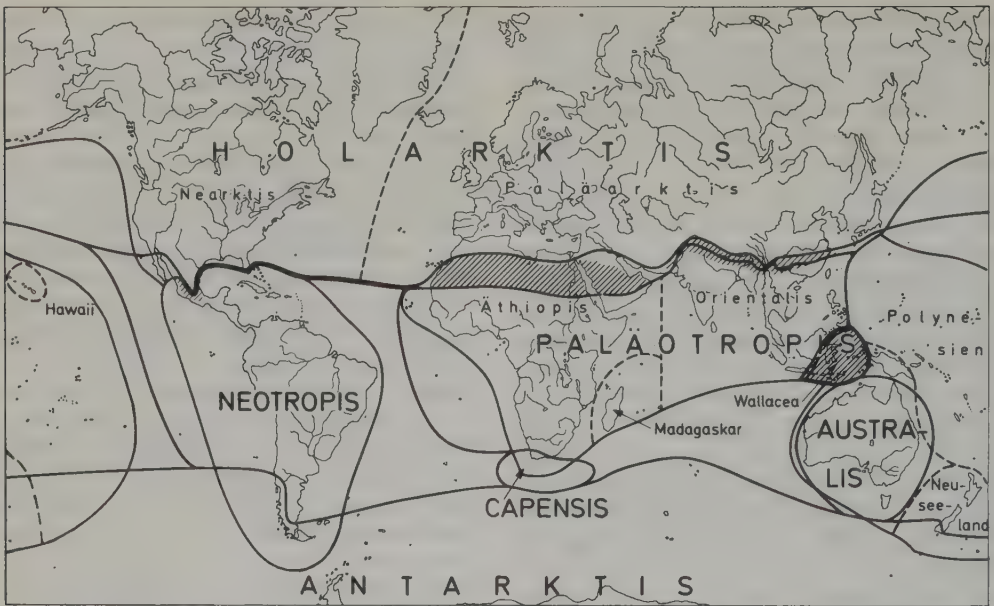


Abb. 2: Florenreiche der Erde (in Großbuchstaben) und Tierregionen (in Kleinbuchstaben), wobei der Australis die Notogaea entspricht. Schraffiert: Übergangsgebiete zwischen den Tierregionen. Weitere Erläuterungen im Text (nach WALTER und ZISWILER; aus «Biologie» Springer-Verlag, verändert).

Paläotropis

In der tropischen Zone müssen wir schon 2 Florenreiche unterscheiden, da Afrika sich frühzeitig von Südamerika abtrennte. Die Paläotropis umfaßt deshalb nur den tropischen Teil der Alten Welt. Für sie bezeichnend sind die Familien der Pandanaceae, Zingiberaceae, Anonaceae, Myristicaceae, Sterculiaceae, Diterocarpaceae, Combretaceae, die meisten Araliaceae, Moraceae (*Ficus* 1000 Arten, *Artocarpus* 40 Arten), Euphorbiaceae (viele Stammsukkulente) und die Gattungen *Aloë*, *Sansevieria*, *Dracaena* u. a.

Dieses Florenreich wird in 3 Unterreiche gegliedert: Das Afrikanische mit der sehr selbständigen Florenregion von Madagaskar (RAUH 1973), das Indomalayische mit Neuguinea und das Polynesische.

Neotropis

Zu diesem Florenreich gehören die Tropen der Neuen Welt, also Südamerika (ohne die Südspitze) und Mittelamerika. Besonders charakteristisch sind die Familien der Cactaceae und der Bromeliaceae, aber auch viele andere, wie die Tropaeolaceae. Von den Gattungen seien genannt: *Agave*, *Yucca* u. a. Die Familie der Pal-

mae kommt sowohl in der Neotropis als auch in der Paläotropis vor, aber sie ist durch verschiedene Gattungen vertreten.

Australis

Die Landmasse auf der Südhemisphäre ist stark aufgespalten. Entsprechend haben sich 3 sehr verschiedene Florenreiche ausgebildet, wobei Australien, das zum Florenreich der Australis gehört, besonders eigenartige floristische Veränderungen erfuhr. Nach der Abtrennung von der Antarktis geriet der Kontinent in die aride subtropische Zone. Die ursprüngliche gemäßigt antarktische Flora mit *Nothofagus* starb bis auf einige Reste aus. Es muß ein floristisches Vakuum entstanden sein, in dem sich zwei Gattungen unter Ausbildung von zahlreichen Arten an die neuen Verhältnisse anpaßten. Diese Gattungen sind *Eucalyptus* und *Acacia*. Die erste mit heute über 450 Arten bildet die Baumschicht in den verschiedensten Waldtypen vom Meeresniveau bis zur alpinen Baumgrenze, die Gattung *Acacia* mit ca. 750 überwiegend blattlosen Arten (d. h. solchen, bei denen die Blätter durch verbreiterte Blattstiele, Phyllodien, ersetzt werden), besiedelt die trockenen Teile des inneren Australiens. Dazu kommen viele Gattungen der

Proteaceae, die ebenfalls durch zahlreiche Arten vertreten sind (*Grevillea* 250, *Hakea* 140, *Banksia* 50 Arten u. a.). 75 % aller Arten kommen nur in Australien vor. Es ist, was die Vegetation betrifft, fast eine Welt für sich, die wenig mit der anderer Kontinente gemein hat (BEADLE 1981).

Capensis

Dieses Florenreich ist das kleinste. Es beschränkt sich auf die äußerste Südwestecke von Südafrika. Aber es zeichnet sich durch einen besonders großen Artenreichtum aus und ist sehr eigenartig. Die Proteaceae spielen hier ebenfalls eine große Rolle, sie sind jedoch durch eine andere Unterfamilie vertreten (*Protea* 130, *Leucodendrum* 73, *Leucospermum* 40 Arten). Dazu kommen die Restionaceae, die ebenfalls in Australien durch andere Gattungen vertreten sind, und einige endemische Familien. Besonders merkwürdig ist jedoch, daß von den sonst holarktischen Ericaceen die Gattung *Erica* hier etwa 600 endemische Arten gebildet hat. Auch sie muß in ein gewisses durch Klimaänderungen bedingtes Vakuum vorgestoßen sein. Vom übrigen Afrika ist dieses Florenreich durch eine Klimabarriere – einen Wüstengürtel – isoliert.

Antarktis

Zu diesem Florenreich gehören die Südspitze von Südamerika, die subantarktischen Inseln und der Süden von Neuseeland. Alle diese Einzelteile standen früher durch die Antarktis in Verbindung. Heute ist die Antarktis fast ganz vereist. Nur zwei Blütenpflanzen (die Caryophyllaceae *Colobanthus crassifolia* und das Gras *Deschampsia antarctica*) gehören zur natürlichen Flora der Antarktis. Neuseeland trennte sich von Australien früher als von der Antarktis, so daß floristisch nur geringe Beziehungen zu Australien bestehen. Der größte Teil von Neuseeland weist melanesische Florenelemente der Paläotropis auf, die Südinself zahlreiche antarktische. Relativ viele antarktische Elemente treten auch in Tasmanien auf, das sonst zur Australis gehört.

Die Flora liefert die Bausteine für den Aufbau der Pflanzendecke, d. h. der Vegetation – somit die Produzenten der Ökosysteme. Wenn die Bausteine im Bereich der einzelnen Florenreiche verschieden sind, so wird sich das auch auf die Struktur der Ökosysteme und deren

Stoffkreislauf auswirken. Deshalb muß der Ökologe auch die floristische, historisch bedingte Zusammensetzung der zu untersuchenden Bestände mit berücksichtigen.

In ähnlicher Weise hat die Geschichte der Festlandsgliederung die Verbreitung der Tiere beeinflußt. Die Tiere konnten auf dem Festland erst auf Dauer leben, nachdem es Landpflanzen gab, die für die notwendige Nahrung sorgten. Die ersten Land-Wirbeltiere, die Ichthyostegaea unter den Amphibien stammen aus dem späten Oberdevon. Land-Arthropoden (Skorpione) sind schon aus dem Silur bekannt. Aus den Amphibien entwickelten sich die Reptilien; von diesen leiten sich die Vögel einerseits und die Säugetiere andererseits ab. Die ältesten Säugetierformen sind als Fossilien bereits aus der Trias belegt. Sie spielten jedoch eine unbedeutende Rolle. Erst während der Kreidezeit bildeten sich die beiden Hauptstammlinien aus: Beuteltiere (Marsupialia) und placentale Säugetiere (Placentalia). Zu Beginn des Tertiärs differenzierten sich die heutigen Säugetierordnungen und noch während des Tertiärs erlangten sie unter den großen Landtieren die Vorherrschaft.

Die auf Grund der Verbreitung der Säugetiere unterschiedenen Zoogeographischen Regionen stimmen weitgehend mit den Florenreichen überein (Abb. 2). Gewisse Unterschiede ergeben sich aus der Tatsache, daß die Säugetiere sehr beweglich sind und sich rascher über Landverbindungen ausbreiten konnten als die Pflanzen. Der Austausch zwischen Nord- und Südamerika über die Landenge von Mittelamerika war bei den Tieren sehr viel intensiver; Huftiere und Raubtiere wanderten vom Norden nach Südamerika ein und verdrängten zum größten Teil die ursprüngliche Fauna der Beuteltiere.

Auch die pleistozäne Landverbindung im Bereich der Beringstraße zwischen Asien und Nordamerika, die für die Ausbreitung der Pflanzen nur eine geringe Rolle spielte, war für die Einwanderung der Tiere von großer Bedeutung. Über diese Landverbindung kam auch der Mensch aus Asien und breitete sich über Nord- und Südamerika aus.

Auf die Beweglichkeit der Säugetiere ist es auch zurückzuführen, daß eine der Capensis entsprechende Tierregion nicht unterschieden wird. Der als Barriere für die Pflanzen wirkende Wüstengürtel zwischen Paläotropis und Capensis wird von den Säugetieren überwunden. Man unterscheidet somit nur folgende große Tierre-

gionen des Festlandes (de LATTIN 1967, ILLIES 1971):

Der Holarktis entsprechen die *Paläarktis* sowie die *Nearktis*; und der Paläotropis die *Äthiopis* (Afrika südlich der Sahara) mit dem Teilgebiet Madagaskar (einschließlich Komoren, Seychellen und Maskarenen) sowie die *Orientalis* (tropisches Asien mit Indonesien, Philippinen und Formosa); dazu kommt *Wallacea* – ein Übergangsgebiet im indoaustralischen Zwischengebiet (Abb. 2).

Der Neotropis entspricht die *Neogaea* (Südmit Mittelamerika); der Australis die *Notogaea* (Australien mit Neuguinea, aber auch Neuseeland, Polynesien und Hawaii). Für Australien

sind die endemischen Kloakentiere (Monotremata) und die sehr zahlreichen Beuteltiere (Marsupialia) charakteristisch. Von den übrigen Säugetieren kommen in Australien als Späteinwanderer aus Asien nur einige Nagetiere, Fledermäuse und der Dingo (Wildhund) vor. In Neuseeland fehlen außer zwei Fledermausarten einheimische Säugetiere ganz.

Antarctica (der antarktische Kontinent). Diese Region wird bei der Landtierwelt meist nicht berücksichtigt, weil die Landfauna sich nur aus wenigen Wirbellosen (Milben und flugunfähigen Insekten) zusammensetzt; sie wird daher im allgemeinen nicht als eigene Tiergeographische Region behandelt.

3 Ökologische Gliederung der Geo-Biosphäre

3.1 Prinzipien der Gliederung

Für ein Ökosystem sind erstens die abiotischen Faktoren, Klima und Boden und zweitens die biotischen Faktoren, Vegetation und Fauna maßgebend.

Es ist deshalb bei einer ökologischen Gliederung falsch nur einen dieser Faktoren zu berücksichtigen wie es geschieht, wenn man Klimakarten, Bodenkarten oder Vegetationskarten der Erde zeichnet. Andererseits ist es nicht möglich alle Faktoren gleichzeitig heranzuziehen. Bei der stufenweisen Gliederung in immer kleinere Einheiten muß man sich vielmehr überlegen, wie man die Prioritäten auf die einzelnen Faktoren verteilt. Zunächst muß entschieden werden, welchem Faktor man für die erste Großgliederung den Vorzug gibt.

Die Fauna ist dafür am wenigsten geeignet. Denn als Grundlage der faunistischen Gliederung dient zwar die sehr gut bekannte Verbreitung der Säugetiere und Vögel, die sich aber durch ihre große Beweglichkeit und nur geringe Ortsgebundenheit auszeichnen; man denke z. B. an die Raubtiere oder Huftiere und die Zugvögel.

Demgegenüber sind die ortsgebundenen Pflanzen schon eher geeignet. Tatsächlich ist eine Gliederung der Erde nach Vegetationsformationen sehr häufig vorgenommen worden. Man geht dabei von der Voraussetzung aus, daß die Lebensformen, nach denen die Formationen unterschieden werden, ökologisch bedingt sind, die Formationen somit die ökologischen Verhältnisse besonders gut widerspiegeln. Zugleich will man damit die historisch bedingten floristischen Unterschiede ausschalten, die sich zwischen den einzelnen Florenreichen bemerkbar machen. Es ist jedoch ein Irrtum zu glauben, daß die Lebensformen nur ökologisch bedingt sind; der historische Faktor spielt bei ihnen eine ebenso große Rolle; die immergrünen Nadelwälder sind z. B. Relikte der früher vorherrschenden Gymnospermen, die in ungünstige Gebiete zurückgedrängt wurden

Es besteht auch keine Einigkeit darüber, welche Lebensformen man weltweit unterscheiden soll. In Mitteleuropa hält man sich an die Raun-

kiaerschen Lebensformen, in Vorderasien hat man dagegen ganz andere vorgeschlagen (ZOHARY 1952, ORSHAN 1953), die Australier beklagen sich, daß sie mit den Raunkiaerschen Lebensformen überhaupt nichts anfangen können. Auf Neuseeland spielt eine sonst unbekannte Lebensform eine Rolle – die divarikaten halbkugelförmigen Sträucher oder Jugendformen von Baumarten mit fein-dichotom verzweigten Jahrestrieben, während in Patagonien wiederum die vielen Konvergenzen unter den Rutensträuchern auffallen, ebenso wie die unterschiedlichen Typen von Polsterpflanzen, ebenso wie auch in Pamir.

Man müßte somit unter weltweiter Berücksichtigung der gesamten Pflanzenwelt Hunderte von Lebensformen aufstellen, wobei diese durchaus nicht alle ökologisch, sondern oft durch die Zugehörigkeit zu bestimmten Familien bedingt wären, z. B. die Grasform, die Palmen usw., denn die potentielle Möglichkeit zur Bildung von bestimmten, ökologischen Lebensformen ist bei den einzelnen Familien meist sehr begrenzt. Ebenso ungeeignet sind für eine Gliederung der Erde auch die Wuchsformen der Bäume, Sträucher, Zwergsträucher, Gräser usw. Man kann z. B. für die Bäume außer der Wuchshöhe kaum eine allen gemeinsame ökologische Eigenschaft nennen. Zur Formation der immergrünen Bäume gehören sowohl die immergrünen tropischen Bäume als auch die ökologisch völlig verschiedenen borealen, immergrünen Nadelbäume, während die den letzteren ökologisch nahe stehende Lärche (*Larix*) zu der Formation der laubabwerfenden Bäume gestellt wird. Eine Sonderstellung nehmen die australischen Casuarinen ein, die äußerlich an *Pinus* erinnern, aber auch *Acacia aneura* mit nadelförmigen Phyllodien. Bäume können auch Halophyten sein, nicht nur die verschiedenen Mangroven, sondern auch *Haloxylon*-Arten der zentralasiatischen Wüsten. Die baumförmigen Dendrosenecioneen in der alpinen Stufe der ostafrikanischen Gebirge sind Schopfbäume, aber eigentlich gestielte Rosettenpflanzen. Bäume sind unter den Gräsern die *Bambus*-Arten, aber ökologisch vollkommen von den typischen Bäumen verschieden.

Ebenso ökologisch heterogen sind auch die Formationen der Sträucher, Zwergsträucher usw.

Das ganze Formationssystem ist ein sehr vereinfachtes, künstliches Gebilde, das ohne genaue Kenntnis der Vegetationsmannigfaltigkeit der anderen Kontinente am Schreibtisch erdacht wurde. Es ist wirklichkeitsfremd.

Noch weniger befriedigend ist es, die Bodentypen für eine Großgliederung der Geo-Biosphäre heranzuziehen. Die Bodenprofile entziehen sich der direkten Sicht, können somit nur stichprobenweise untersucht werden. Die klimatischen Bodentypen sind oft nicht ausgebildet, wenn das Profil durch das Muttergestein, also durch die geologische Unterlage, beeinflusst wird. Im tropischen Gebiet sind die Bodenprofile meist uralte und zeigen Merkmale, die unter ganz anderen Bedingungen ausgebildet wurden. Es gibt viele fossile Böden, z. B. galt die «Terra rossa» als das typische Profil des mediterranen Klimagebiets, heute dagegen ist man der Ansicht, daß es sich um einen fossilen tropischen Boden handelt. Es gibt sehr viele Böden, die Relikte einer anderen Klimaepoche sind. Dazu kommt, daß es bis heute noch kein einheitliches, allgemein anerkanntes System der Bodentypen gibt.

Eigentlich bilden Vegetation und Boden eine untrennbare Einheit. Der Boden ist ein an Leben sehr reiches Gebilde; außer dem Wurzelsystem der Höheren Pflanzen mit der Rhizosphäre oder der Mykorrhiza gehören dazu auch die freilebenden Pilze und Bakterien, aber auch eine sehr reiche Bodenfauna. Ohne dieses Leben ist die Ausbildung eines Bodenprofils kaum möglich. Die Wasseraufnahme der Pflanzenwurzeln beeinflusst sehr stark den Wasserhaushalt des Bodens. Aber die Bodenkundler untersuchen vorwiegend das tote Skelett des Bodens, seine Struktur, Textur und Chemie, und das meist von landwirtschaftlich genutzten Böden, also unter unnatürlichen Verhältnissen.

Frei von historisch bedingten Merkmalen ist nur das Großklima (vgl. 4.3). Denn es wird von der planetaren Luftzirkulation bestimmt und diese paßt sich bei veränderter Verteilung der Kontinente und Ozeane sofort an die neuen Verhältnisse an. Man kann deshalb nicht von fossilen Klimamerkmale sprechen. *Das Klima ist im Ökosystem der einzige primäre Faktor*, der die anderen Faktoren wie Boden und Vegetation, im geringeren Maße auch die Fauna, beeinflusst, von diesen jedoch nur im Bereich des

Mikroklimas in einem gewissen Grade verändert wird

Deswegen ist das Großklima für die Untergliederung der Geo-Biosphäre in große Einheiten besonders geeignet. – Allerdings besteht die Schwierigkeit, daß das Klima als ein Ganzes sich schwer fassen läßt. Die meteorologischen Stationen liefern nur Mittelwerte von den einzelnen meteorologischen Meßgrößen. Das Zusammenwirken der meteorologischen Faktoren an einem bestimmten Ort zu einem bestimmten Zeitpunkt wird «Wetter» genannt; dieses über einen kurzen Zeitraum (Tage, Wochen) bezeichnet man als Witterung. Der Verlauf der Witterung während eines ganzen Jahres als Mittel vieler Jahre ergibt dann das Klima. Kein Klimatologe sagt uns jedoch, wie man diese Integrationen durchführen soll. Meist wird das Klima eines Ortes ziemlich umständlich beschrieben. Solche Beschreibungen genügen jedoch nicht, um Klimakarten zu entwerfen. Man wählt deshalb zur Grenzziehung zwischen den einzelnen Klimatypen entweder den Verlauf bestimmter meteorologischer Faktoren (Temperatur- oder Niederschlagslinien) aus, oder man gleicht die Klimagrenzen an den Verlauf von Vegetationsgrenzen an, wodurch sich der Eindruck ergibt, daß Klima- und Vegetationskarten sehr gut übereinstimmen.

Häufig werden Klima-Indices berechnet, z. B. für die Aridität oder die Kontinentalität, doch geben diese keinen Begriff vom Gesamtklima, für das der Jahresablauf der Witterungsverhältnisse von Bedeutung ist. Deshalb schien es uns notwendig zu sein, von den Ombrotherm-Kurven GAUSSENS ausgehend das jeweilige Gesamtklima in Form von *ökologischen Klimadiagrammen* darzustellen (WALTER 1955). Den Ökologen interessieren nicht die Vorgänge in den oberen Atmosphärenschichten, deren Kenntnis für das Verständnis der genetischen Klimatypen notwendig ist, sondern nur das Klima in der untersten Atmosphäre, das für die Verhältnisse in der Geo-Biosphäre maßgebend ist. Deswegen werden die *meteorologischen Daten der Bodenstationen unverändert verwendet*, so wie sie von den meteorologischen Stationen unter Standardbedingungen gemessen und als Mittel von vielen Jahren veröffentlicht werden. Wie die ökologischen Klimadiagramme gezeichnet werden und was man aus ihnen im einzelnen entnehmen kann, ist dem Werk von WALTER et al. (1975) zu entnehmen.

Die ökologischen Klimadiagramme sind eine

bildliche Darstellung des Gesamtklimas, wenn auch in einer vereinfachten Form; diese enthält aber doch alles Wesentliche, was *der Ökologe für die Beurteilung der Großklimaverhältnisse benötigt*. Diese Diagramme werden inzwischen von den Ökologen weltweit verwendet. Für den

mit ihnen nicht vertrauten Leser bringt die Abb. 3 eine Erläuterung.

Aus einem ökologischen Klimadiagramm lassen sich mit einem Blick erfassen:

1. Der Jahresgang der Temperatur und der Niederschläge,

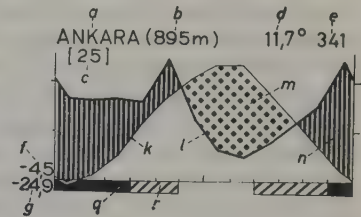
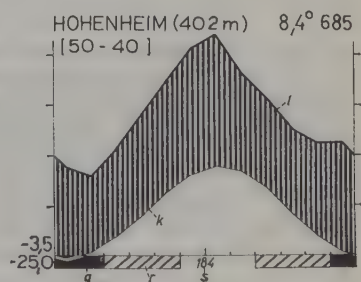
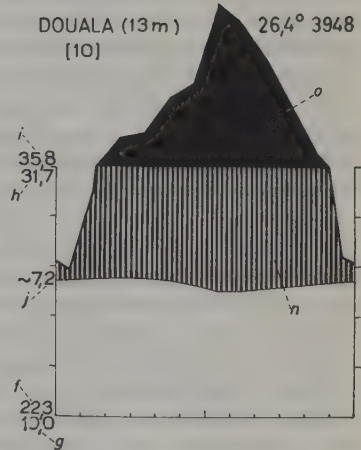
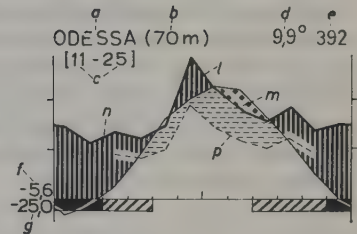


Abb. 3: Typische Beispiele von Klimadiagrammen mit Erläuterungen. Temperatur in °C, Niederschläge in mm.

Die Bezeichnungen und Zahlenwerte auf den Diagrammen bedeuten:

- a Station
- b Höhe über dem Meer
- c Zahl der Beobachtungsjahre (eventuell erste Zahl für Temperatur und zweite Zahl für Niederschläge)
- d mittlere Jahrestemperatur
- e mittlere jährliche Niederschlagsmenge
- f mittleres *tägliches* Minimum des kältesten Monats
- g absolutes Minimum (tiefste gemessene Temperatur)
- h mittleres *tägliches* Maximum des wärmsten Monats
- i absolutes Maximum (höchste gemessene Temperatur)
- j mittlere tägliche Temperaturschwankung
- k Kurve der mittleren Monatstemperaturen (1 Skalenteil = 10 °C)
- l Kurve der mittleren monatlichen Niederschläge (im Verhältnis 10 °C = 20 mm = 1 Skalenteil)
- m relativ aride Zeit (punktiert) = Dürrezeit
- n relativ humide Jahreszeit (vertikal schraffiert)
- o mittlere monatliche Niederschläge, die 100 mm übersteigen (Maßstab auf 1/10 reduziert), schwarze Fläche (bei Douala)
- p Niederschlagskurve erniedrigt, im Verhältnis 10 °C = 30 mm, darüber horizontal gestrichelte Fläche – relativ trockene Jahreszeit = Trockenzeit (bei Odessa)
- q Monate mit mittlerem Tagesminimum unter 0 °C (schwarz) – unter Null-Linie
- r Monate mit absolutem Minimum unter 0 °C (schräg schraffiert) – unter Null-Linie
- s mittlere Andauer von Tagesmitteln über 0 °C, halbfette Zahl; bzw. mittlere Dauer der frostfreien Periode (in Tagen), kursive Zahl (bei Hohenheim)



Nicht für alle Stationen liegen alle hier angeführten Daten vor. Wenn sie fehlen, bleiben die entsprechenden Stellen im Diagramm frei.

Die Angaben h, i und j werden nur für tropische Stationen mit Tageszeitenklima gebracht (bei Douala).

2. die für das Gebiet charakteristische relativ humide, bzw. aride Jahreszeit und ihre Intensität, weil der Jahresgang der potentiellen Evaporation fast genau mit dem der Temperatur zusammenfällt (vgl. 3.7)
3. das Vorhandensein oder Fehlen einer kalten Jahreszeit und die Monate, in denen das Auftreten von Spät- oder Frühfrösten beobachtet wurde.

Außerdem werden noch angegeben: die mittlere Jahrestemperatur, der mittlere jährliche Niederschlag, das mittlere tägliche Minimum des kältesten Monats, das absolute Minimum, die Höhenlage der Station, sowie die Zahl der Beobachtungsjahre und zusätzlich bei bestimmten Diagrammen die mittleren Tagesschwankungen im äquatorialen Tageszeitenklima, die Trockenzeit im semihumiden Steppenklima, die Dauer der mittleren frostfreien Periode oder die Zahl der Tage mit Tagestemperaturen über 10°C bzw. über -10°C in kalten Klimaten.

Von anderen Angaben wurde bewußt abgesehen, denn das Diagramm darf nicht überladen werden, sondern muß leicht überschaubar bleiben.

Nach diesen Gesichtspunkten sind die ökologischen Klimadiagramme von rund 8000 Stationen im Klimadiagramm-Weltatlas zusammengefaßt (WALTER und LIETH 1960–1967). Diese ökologischen Klimadiagramme wurden auf großen Wandkarten von den einzelnen Kontinenten befestigt und ergaben eine bessere natürliche Übersicht von deren klimatischer Gliederung als die üblichen Klimakarten. Solche Diagramm-Karten im kleineren Format mit einer geringeren Zahl von Klimadiagrammen findet man bei WALTER et al. (1975), ebenso auch eine Anleitung zur Klimadiagrammdarstellung und zur Feststellung von Homoklimaten.

Aus der Gesamtzahl der vorliegenden ökologischen Klimadiagramme wurden 9 Haupt-Klimadiagrammtypen aufgestellt (Abb. 4) zur Charakterisierung der 9 wichtigsten Klimazonen der Erde.

Auf gewisse Schwierigkeiten sei hingewiesen: Sie ergaben sich z. B. bei den Klimadiagrammen der Steppen im gemäßigten Klimagebiet. Es handelt sich in diesem Fall um ein semiarides Klima ohne Dürrezeit, aber mit einer Sommertrockenzeit, die auf dem normalen Klimadiagramm beim Maßstab von 1 Teilstrich auf der Ordinate = 10°C bzw. 20 mm Niederschlag nicht zu erkennen ist. Der Grund dafür ist, daß die Niederschläge in den trockenen Sommermonaten als heftige Gewittergüsse fallen, die hohe Nieder-

schläge erbringen, jedoch mit geringer Wirkung für die Pflanzendecke. Denn der Gewitterregen dringt kaum in den Boden ein, sondern fließt zum größten Teil oberflächlich ab. Deshalb wurde bei diesen Diagrammen eine Hilfslinie für die Niederschläge gestrichelt eingetragen im Maßstab $10^{\circ}\text{C} = 30\text{ mm}$ Regen. Die Fläche über dieser Hilfslinie und unter der Temperaturkurve kennzeichnet die Trockenzeit.

In den warm-temperierten bis fast subtropischen Steppengebieten, wie z. B. in der südamerikanischen Pampa, genügt auch diese Hilfslinie nicht. Von den Meteorologen wird deshalb das Pampaklima als humid bezeichnet. Unsere eingehenden Untersuchungen an Ort und Stelle in der Pampa zeigten jedoch einwandfrei, daß die Pampa ein semiarides Gebiet ist, somit ein natürliches Steppengebiet und kein degradiertes Waldland. Gerade in der Pampa fallen im Sommer besonders heftige, fast tropische Regengüsse und fast stets in der Nacht. Am Tage brennt die heiße Sonne. Morgens ist der schwere Boden nach wenigen Stunden wieder trocken. Es ist sehr wichtig, in einem bestimmten Klimagebiet längere Zeit zu leben und es nicht nur am Schreibtisch auf Grund der vorliegenden langjährigen Monatsmittel zu beurteilen. Lokale Besonderheiten gehen aus den Monatsmitteln nicht hervor. Das gilt auch für viele Klimadiagramme arider Teile Australiens, bei denen die Niederschlagskurve fast horizontal verläuft und den Eindruck erweckt, daß die geringen Regenfälle ziemlich gleichmäßig über das ganze Jahr verteilt sind. Die Erfahrungen an Ort und Stelle zeigen jedoch, daß dieser Eindruck völlig falsch ist: Es fallen nur selten vereinzelte relativ starke Regen, aber in den einzelnen Jahren in ganz verschiedenen Jahreszeiten, bzw. Monaten. Die Niederschläge sind also hier unvorhersehbar. Zwischen den Regenfällen kommen extrem lange Dürrezeiten vor. Das Mittel aus vielen Jahren ergibt aber für jeden Monat ungefähr den gleichen niedrigen Wert. Diese Fälle werden in Band 2–3 jeweils genauer behandelt.

3.2 Klimadiagrammtypen und die großen ökologischen Einheiten der Geo-Biosphäre: Zonobiome und Zonoökotone

Die auf Abb. 4 dargestellten ökologischen Klimadiagrammtypen entsprechen den 9 Hauptklimazonen der Erde in geringer Meereshöhe und zeigen zugleich auch die Variation innerhalb eines Typus. Wir unterscheiden:

1. Die äquatoriale Zone etwa zwischen dem 10°N und $5\text{--}10^{\circ}\text{S}$ mit einem Tageszeitenklima, d. h. die mittlere Tagesschwankung der Temperaturen ist größer als die Differenz zwischen den Mitteltemperaturen des wärmsten und des kältesten Monats im Jahr; temperaturbedingte

Jahreszeiten fehlen somit. Der Jahresniederschlag ist im typischen Falle hoch, die Monatsregensmengen betragen über 100 mm, die Regenkurve weist zwei äquinoktiale Maxima auf (zenitale Regen).

II. Die tropische Sommerregenzone nördlich und südlich von Zone I etwa bis zum 25–30° N und S, mit bereits merklichem Jahresgang der Temperatur, starken Regen im Sommer und einer extremen Dürre während der kühlen Jahreszeit; mit zunehmender Entfernung vom Äquator wird diese Dürrezeit immer länger, zugleich nehmen die Regensmengen ab.

III. Die subtropische Trockenzone der Wüsten noch weiter polwärts mit absteigenden Luftmassen, die sich dabei erwärmen und trockener werden, so daß es selten regnet. Die Sonnenstrahlung ist stark, ebenso die Ausstrahlung nachts, was zu extremen Tagesschwankungen der Temperatur führt; Nachtfroste sind selten, können aber auftreten. Die Jahresniederschläge liegen unter 200 mm, in extremen Wüsten unter 50 mm.

IV. Die Übergangszone mit Winterregen und einer langen Sommerdürre etwa um den 35. bis 40. Breitengrad auf der Nord- und auf der Südhemisphäre. Es ist das typische Klima des mediterranen Gebiets.

V.–VIII. Es handelt sich um die Zonen des temperierten oder gemäßigten Klimas vorwiegend der Nordhemisphäre mit zyklonalen Regen zu allen Jahreszeiten, wobei die Niederschläge mit der Entfernung von den Ozeanen abnehmen. Wir unterscheiden deshalb feuchte ozeanische Klimaverhältnisse und trockene kontinentale. Im einzelnen gliedert man sie in folgende Zonen:

V. Ein warmtemperiertes Klima mit fast fehlender Winterkälte und im typischen Falle großer Feuchtigkeit namentlich im Sommer.

VI. Das typische gemäßigte Klima, wie es in Mitteleuropa herrscht mit einer nicht zu langen kalten Winterzeit und warmen, zuweilen heißen Sommern und genügender Befeuchtung oder im ozeanischen Gebiet mit fast fehlender Winterkälte und kühlen Sommern sowie größerer Feuchtigkeit.

VII. Das aride gemäßigte Klima der kontinentalen Gebiete mit großen Temperaturgegensätzen zwischen Sommer und Winter sowie geringen Niederschlägen, wobei man drei Ariditätsstufen unterscheidet:

VII das semiaride Steppenklima mit einer Sommertrockenzeit, aber kaum angedeuteter Dürre,

VII a das aride Halbwüstenklima mit einer sehr ausgesprochenen Dürrezeit und kurzer humider Jahreszeit und als Übergang zu

VII (r III), d. h. Regenmenge wie bei dem Wüstenklima III mit einer das ganze Jahr anhaltenden Dürre, aber mit kalten Wintern wie bei Stationen in Mittelasien.

VIII. Die kalte gemäßigte oder boreale Klimazone mit meist kühlen feuchten Sommern und sehr kalten Wintern, die über ein halbes Jahr anhalten, z. B. in N-Eurasien. Diese Klimazone fehlt der Südhemisphäre, während sie auf der Nordhemisphäre eine sehr große Fläche einnimmt. Die ihr auf der Südhemisphäre entsprechende subantarktische Klimazone hat wegen der rein ozeanischen Lage ein ganz anderes Klima, das sich durch ganz geringe jahreszeitliche Gegensätze bei niedrigen Temperaturen, hohen Niederschlägen und starken Winden auszeichnet.

IX. Die arktische Klimazone, die sich als Tundra fast ganz auf die Nordhemisphäre beschränkt, mit geringen, über das ganze Jahr gleichmäßig verteilten Niederschlägen, aber trotzdem (infolge der niedrigen Temperaturen) kurzen feuchten und kühlen Sommern ohne Nächte, dafür jedoch mit einer langen kalten Winternacht (Abb. 4, Karskije Vorota). Die Antarktis auf der Südhemisphäre ist eine Eiswüste ohne Gefäßpflanzen.

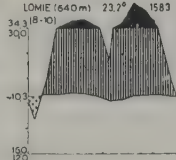
Diese Klimadiagramm-Typen sind durch gleitende Übergänge miteinander verbunden. Gehört ein Diagramm einem Übergangstypus an, so kommt das durch die Bezeichnungsweise zum Ausdruck; wenn z. B. ein Diagramm die Kennzeichnung I–II hat, so nimmt es eine Mittelstellung zwischen den Typen I und II ein; bei der Bezeichnung I(II) steht es dem Typus I näher, bei der Bezeichnung II(I) dem Typus II. Ein Klimadiagramm mit dem Typus V(IV) entspricht einem warmtemperierten Klima, aber mit vorwiegenden Winterregen usw.

Eine Sonderstellung nehmen die Klimate der höheren Gebirgslagen ein, die selten einem der zonalen Klimatypen entsprechen; vielmehr weisen sie meistens Besonderheiten auf, die für die einzelnen Klimazonen, aus denen sich die Gebirge erheben, bezeichnend sind (vgl. 3.3).

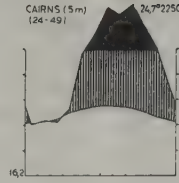
Die höchsten bisher meteorologisch einwandfrei gemessenen Lufttemperaturen sind 57,8°C in San Luis (Hochland von Mexico) am 11.8. 1933 und 56,7°C im Death Valley (Kalifornien) am 10.7. 1913. Von Al Aziziyah (Libyen) werden neuerdings 58°C angegeben. Als



25

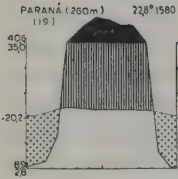


26

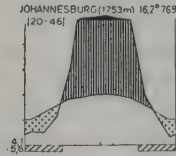


27

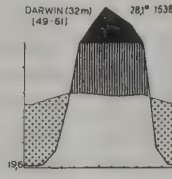
Klimatypus I.
Äquatoriales feuchtes Klima in Kolumbien (typisch), Kamerun (trockener) und Australien (Übergang zu II).



28

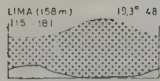


29

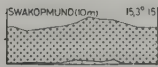


30

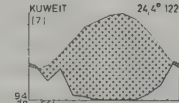
Klimatypus II.
Tropisches Klima mit Sommerregen in Brasilien, Südafrika (schon mit Frösten) und Australien.



31

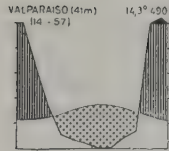


32

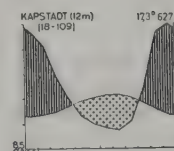


33

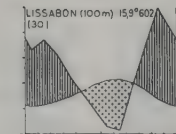
Klimatypus III.
Arides subtropisches Wüstenklima in Peru (etwas Winterregen), SW-Afrika (selten Sommerregen, oft Nebel) und Arabien (mit Winterregen).



34

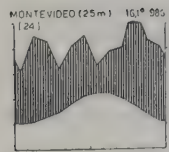


35

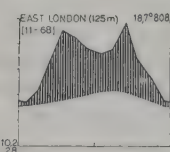


36

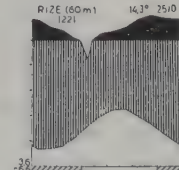
Klimatypus IV.
Etesienklima von mediterranem Typus in Chile, Südafrika und Portugal.



37



38



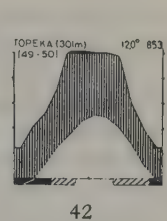
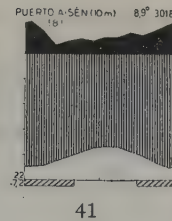
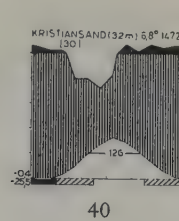
39

Klimatypus V.
Warmtemperiertes und feuchtes Klima in Uruguay, Südafrika und Nordanatolien (hohe Niederschläge).

Abb. 4: Beispiele von Klimadiagrammen der Klimatypen (Zonobiome) I–IX. Zahlen in der Mitte der $+10^{\circ}\text{C}$ - und der -10°C -Linie (z. B. beim Typus VIII) bedeuten: Zahl der Tage mit Tagesmitteln über $+10^{\circ}\text{C}$, bzw. über -10°C .

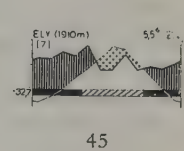
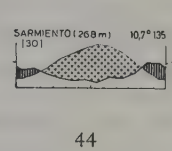
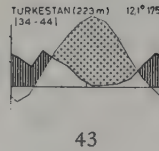
Klimatypus VI.

Gemäßigtes Klima in Norwegen, Chile (sehr feucht, milde Winter, aber kühle Sommer) und USA (kalte Winter, aber heiße Sommer).



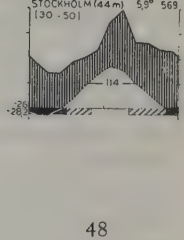
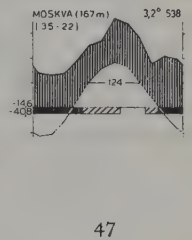
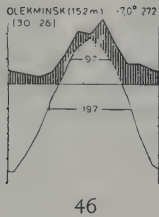
Klimatypus VII.

Arides gemäßigtes Klima in Zentralasien (extrem kontinental), Argentinien (ausgeglichen) und USA.



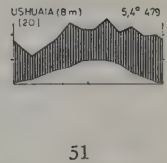
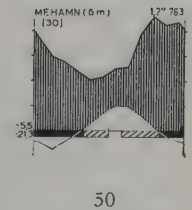
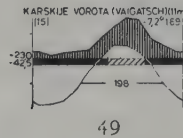
Klimatypus VIII.

Boreales kaltes Klima in Sibirien (extrem kontinental), Zentralrußland und Schweden (ausgeglichen).



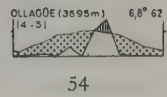
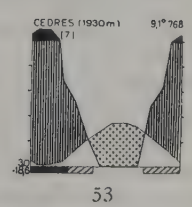
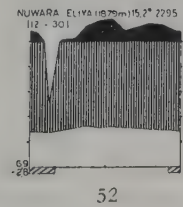
Klimatypus IX.

Arktisches Klima im Norden der UdSSR (kontinental), Norwegen (feucht) und Argentinien (maritim).



Gebirgsstationen:

aus Ceylon (Zone I), dem Libanon (Zone IV) und Chile (Zone III).



kältester Flecken der Welt wird heute angegeben: Bei Wostok in der Antarktis: Jahresmittel $-57,8^{\circ}\text{C}$, absolutes Minimum $-91,5^{\circ}\text{C}$; die tiefste Temperatur auf der Nordhemisphäre wurde in Werchojansk und Oimjakon (NE-Sibirien) gemessen mit $-77,8^{\circ}\text{C}$. Dort ist gleichzeitig auch die mittlere Jahresschwankung d.h. die Differenz zwischen dem tiefsten Monatsmittel (-50°C im Januar) und dem höchsten ($+15^{\circ}\text{C}$ im Juli) mit 65°C besonders groß (C. TROLL 1973), die absolute wird heute mit $106,7^{\circ}\text{C}$ angegeben (!). Die höchste Temperatur in Europa wurde mit 50°C in Sevilla (Spanien) gemessen (EDELMAHN 1982).

Die Unterscheidung der ökologischen Klimadiagramm-Typen gibt uns die Möglichkeit, auf Klimadiagrammkarten, die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten der Klimagliederung ebenso wie gewisse Besonderheiten zu erkennen.

Vergleicht man die ökologische Einteilung des an der Erdoberfläche wirksamen Großklimas mit der genetischen Einteilung der Meteorologen auf Grund der allgemeinen Zirkulation der Atmosphäre und ihrer jahreszeitlichen Verlagerung, wie sie FLOHN in einer kurzen Übersicht geschildert hat (FLOHN 1973), so ist sie eine fast vollständige. Die Zonen I–IV sind dieselben. Die gemäßigte Zone der Meteorologen mit meist ganzjährigen Niederschlägen, die auf der Nordhemisphäre eine riesige Fläche einnimmt, ist von uns für ökologische Zwecke je nach der Dauer der kalten Jahreszeit und dem Kontinentalitätsgrad in die Zonen V bis VIII unterteilt. Die subpolare und hochpolare Zone der Meteorologen schließlich wurde von uns zu einer Zone IX der Arktischen bzw. Antarktischen Klimazone zusammengefaßt, weil die hochpolare Zone namentlich in der Antarktis, von sporadischen niederen Pflanzen abgesehen, vegetationslos ist. Diese Übereinstimmung beweist, daß unsere ökologische Gliederung in Klimazonen eine durchaus natürliche ist und *das Klima als etwas Ganzes erfaßt und somit das Zusammenwirken aller Faktoren berücksichtigt*.

Die neun ökologischen, durch bestimmte Klimadiagrammtypen gekennzeichneten großen ökologischen Einheiten bezeichnen wir als Zonobiome, also zonale Lebensräume (abgekürzt ZB) und versehen sie ebenfalls mit den römischen Zahlen I bis IX.

Es sind folgende:

ZB I Äquatoriales Zonobiom mit Tageszeitenklima (perhumides)

- ZB II Tropisches Zonobiom mit Sommerregen (humid-arides)
- ZB III Subtropisch-arides Zonobiom (Wüstenklima)
- ZB IV Winterfeuchtes Zonobiom mit Sommerdürre (mediterranes, arid-humides)
- ZB V Warmtemperiertes (ozeanisches) Zonobiom
- ZB VI Typisch gemäßigtes Zonobiom mit kurzer Frostperiode (nemorales)
- ZB VII Arid-gemäßigtes Zonobiom mit kalten Wintern (kontinentales)
- ZB VIII Kalt-gemäßigtes Zonobiom mit kühlen Sommern (boreales)
- ZB IX Arktisches einschließlich Antarktisches Zonobiom.

Die ökologischen Spannungsräume

Zwischen den einzelnen Zonobiomen liegen Übergangszonen mit Klimadiagrammen, die allmählich von einem Klimatypus zum anderen überleiten. Wir bezeichnen diese «Spannungsräume» als *Zono-Ökotone* (ZÖ) und geben ihnen die römischen Zahlen der benachbarten Zonobiome, also ZÖ I–II, ZÖ II–III usw. bis ZÖ VIII–IX. Wir vermeiden damit die auf allen bisherigen Klimakarten eingezeichneten scharfen Klimagrenzen, die es in Wirklichkeit nicht gibt. Außerdem müssen wir die Gebirge mit einer ganz abweichenden vertikalen Klimagliederung aus den Zonobiomen und Zono-Ökotonen heraus nehmen (schwarze Flächen auf den Karten). Wir kommen auf diese Orobionome (OB) noch zurück.

Abb. 5 zeigt auf der Weltkarte die Verbreitung der einzelnen Zonobiome mit den Zono-Ökotonen.

Die Zonen sind sowohl nördlich als auch südlich des Äquators angeordnet, aber nicht symmetrisch. Der Anteil der Landmasse zwischen dem 40. und 70. Breitengrad ist auf der südlichen Hemisphäre viel geringer und das Klima deshalb durchweg ozeanischer und kühler (vgl. Seite 3) als auf der Nordhemisphäre. Infolgedessen nehmen die ZB III, VI und VII auf der Südhemisphäre nur sehr kleine Flächen ein und ZB VIII fehlt ganz. Zu ZB IX gehört nur die südlichste Spitze von Südamerika und die subantarktischen Inseln, während auf dem Antarktischen Kontinent, wie erwähnt, bis auf 2 Blütenpflanzen nur wenige Moosarten, zahlreichere Flechtenarten, noch keine 100 Algen (hauptsächlich Cyanophyta), wenige Pilze (*Pe-*

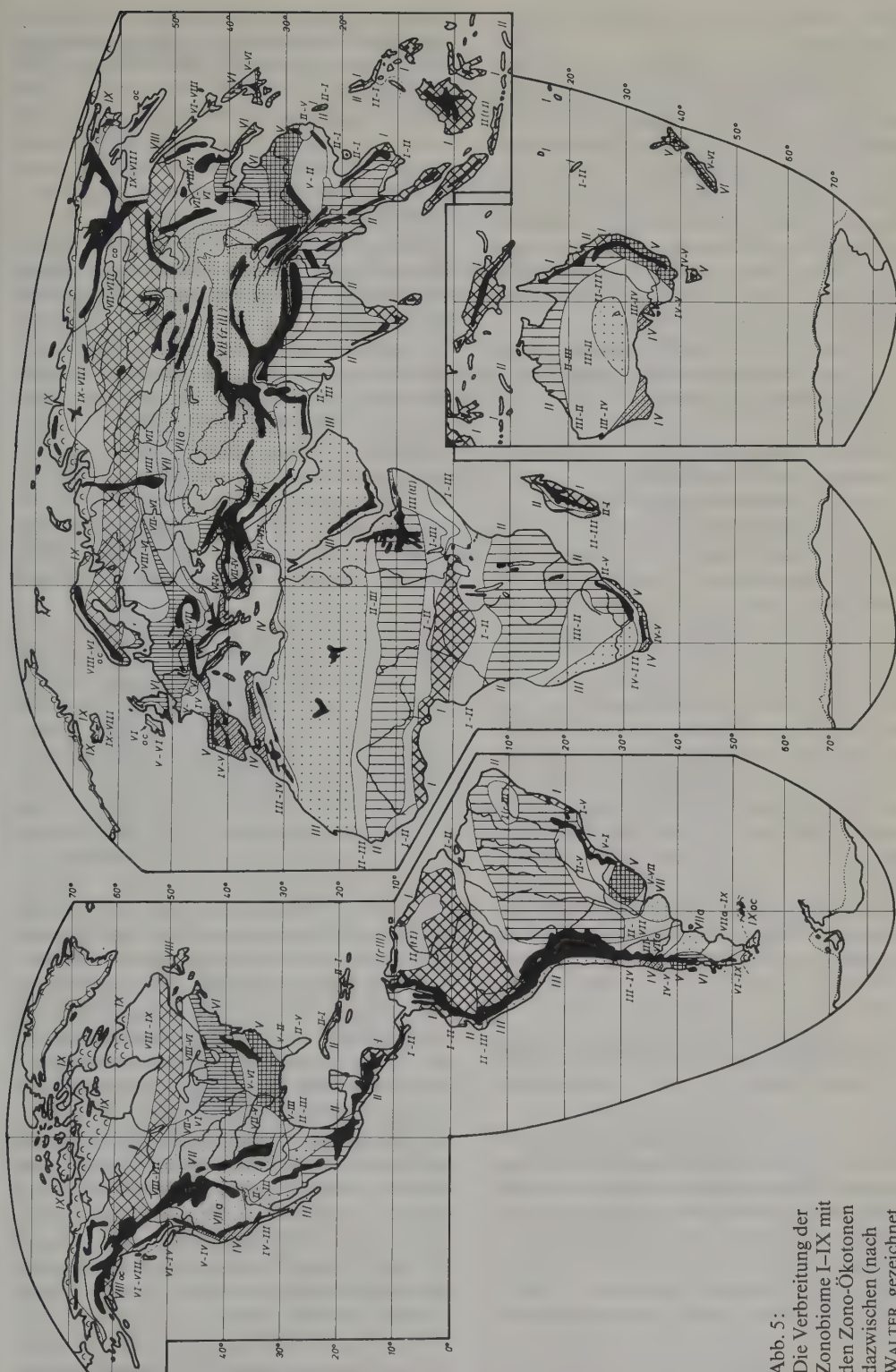


Abb. 5:
Die Verbreitung der
Zonobiome I-IX mit
den Zono-Ökotonen
dazwischen (nach
WALTER, gezeichnet
von Dr. A. Benzing).

nicillium, Hefen) und Bakterien bisher festgestellt wurden.

Erstrecken sich die Zonobiome über eine sehr große Ausdehnung, so weisen die klimatischen Verhältnisse bestimmte Unterschiede in den einzelnen Teilen auf. Man wird dann eine Gliederung in mehrere *Sub-Zonobiome* (sZB) vornehmen, wobei man wiederum die Klimadiagramme zu deren Kennzeichnung verwendet. Als Beispiel für ein Zonobiom I-Gebiet mit sehr vielen Subzonobiomen mit verschiedenen Niederschlagsmengen bringen wir hier zum Schluß Venezuela (vgl. Teil 10).

Beim Zonobiom III unterscheidet man ebenfalls mehrere Subzonobiome der Wüsten:

1. mit Regenfällen im Sommer,
2. im Winter,
3. mit 2 Regenzeiten,
4. mit nur episodischen Regen,
5. regenlose, aber mit häufigen Nebeln.

Genauer kommen wird darauf in Bd. 2 zurück.

Teilgebiete der einzelnen Zonobiome gehören u. U. verschiedenen Florenreichen, bzw. Tierregionen an, so daß die Produzenten starke floristische und die Konsumenten faunistische Unterschiede aufweisen. In diesem Falle könnte man innerhalb eines Zonobioms von *historisch bedingten Biomgruppen* sprechen.

Bei den Zono-Ökotonen kann es vorkommen, daß sie nicht zwischen zwei, sondern zwischen drei Zonobiomen Übergänge bilden. Es handelt sich dann um Dreiecks-Zono-Ökotope wie z. B. beim pannonischen Raum (Ungarn) zwischen ZB VI, ZB VII und ZB IV oder Ostafghanistan/Westpakistan zwischen dem mittelasiatischen Raum mit arid-mediterranen Charakter, dem zentral asiatischen Raum und dem Ausläufer des indischen Monsungebiets.

3.3 Orobiome und Pedobiome sowie Eu-Biome

Innerhalb der Zonobiome heben sich oft sehr ausgedehnte Gebiete, die klimatisch oder durch besondere Böden gekennzeichnet sind, deutlich heraus. Sie unterscheiden sich entsprechend durch die Produzenten, also die Vegetation, und damit auch durch die Konsumenten. Es handelt sich somit um Ökosysteme anderer Art, als die für das Zonobiom typischen. Es sind dies einerseits die bereits erwähnten Gebirge mit einer vertikalen Klimagliederung, d. h. die *Orobiome*

(OB) und andererseits die *Pedobiome* (PB), d. h. Flächen mit Böden, die nicht den klimatischen Bodentypen entsprechen. Im allgemeinen besteht zwischen den klimatisch definierten Zonobiomen und der zonalen Vegetation sowie den zonalen Bodentypen eine gute Übereinstimmung. Auf die Abweichungen von dieser werden wir im Speziellen Teil genauer eingehen.

Tab. I gibt die Parallelität wieder.

Bei den Gebirgen, d. h. Orobiomen, ändern sich die Ökosysteme mit dem Klima in vertikaler Richtung, man spricht von einer *Höhenstufenfolge*. *Planar* sind die Ebenen am Fuße der Gebirge; die Verhältnisse entsprechen denen des Zonobioms, aus dem sich das Orobiom erhebt. Die Höhenstufen werden von unten nach oben folgendermaßen bezeichnet: *colline* – *montane* (untere, obere) – *alpine* (untere, obere) – *nivale*. Diese Bezeichnungen gelten für alle Gebirge ganz unabhängig davon, durch was für Ökosysteme die Höhenstufen jeweils repräsentiert sind und wie scharf sie sich voneinander unterscheiden und wie ihre absolute Höhenlage ist.

Der Satz, daß die Höhenstufenfolgen eine kurze Wiederholung der Zonenfolge von Süden nach Norden darstellen, ist eine unzulässige Verallgemeinerung von ungenauen Beobachtungen in Mitteleuropa oder Nordamerika. Eine gewisse Ähnlichkeit kann darauf beruhen, daß bei meridional verlaufenden Gebirgen die Arten während der pliozän – pleistozänen Gebirgsbildung (Orogenese) entlang den Gebirgen wandern konnten, weil mit zunehmender Erhebung die Monatsmittel der Temperatur immer mehr abnehmen. Das erfolgte auch in den Alpen beim Rückzug der Gletscher im Spätglazial. Deshalb findet man heute in der alpinen Stufe arktische Elemente (*Dryas*, *Salix* spp. u. a.), in der hochmontanen boreale Elemente (*Larix*, *Pinus cembra*, *Linnaea* u. a.). Im allgemeinen führt jedoch die Orogenese zu einer Erhöhung der Mutationsrate und der Artbildung, somit zur Entstehung von vielen Neoendemiten. In den nördlichen Alpen findet man deshalb in der alpinen Stufe neue Arten von Gattungen der periglazialen Steppen (vgl. Teil VII), z. B. der Gattungen *Artemisia*, *Festuca*, *Poa*, *Avena* s. l., *Astragalus*, *Oxytropis*, *Leontopodium*, *Anemone* s. l. u. a. In den Südalpen sind es entsprechend mehr solche der mediterranen Gattungen *Crocus*, *Lilium*, *Primula*, *Campanula* u. a.

Diese durch die Orogenese ausgelöste Artenbildung führte namentlich bei isolierten Gebir-

Tab. 1

Typus	Zonobiom; Klima	Bodenzone	Vegetationszone
I	Äquatoriales ; mit Tageszeitenklima, meist immerfeucht	Äquatoriale Braunlehme, ferrallitische Böden-Latosole	Immergrüner tropischer Regenwald jahreszeitliche Aspekte fast fehlend
II	Tropisches ; mit Sommerregenzeit und kühler Dürrezeit (humid-arides)	Rotlehme oder Roterden, fersiallitische Savannenböden	Tropischer laubabwerfender Wald oder Savannen
III	Subtropisches ; arides Wüstenklima, spärliche Regenfälle	Sieroseme oder Syrosemi (rohe Wüstenböden), auch Salzböden	Subtropische Wüstenvegetation, Gesteine bestimmen das Landschaftsbild
IV	Mediterranes ; mit Winterregen und Sommerdürre (arid-humides)	Mediterrane Braunerde, oft fossile Terra rossa	Hartlaubgehölze (Sklerophylle), gegen längeren Frost empfindlich
V	Warmtemperiertes ; mit Sommerregenmaximum oder mild-maritimes	Rote oder gelbe Waldböden, leicht podsolig	Temperierter immergrüner Wald, etwas frostempfindlich
VI	Nemorales ; typisch gemäßigtes, mit kurzer Winterkälte	Wald-Braunerde oder graue Waldböden (oft lessiviert)	Nemoraler, im Winter kahler Laubwald, frostresistent
VII	Kontinentales ; arid-gemäßigtes, mit kalten Wintern	Tschernoseme, Kastanoseme, Buroseme bis Sieroseme	Steppen bis Wüsten, nur Sommerzeit ist heiß, frostresistent
VIII	Boreales ; kalt gemäßigtes, mit kühlen Sommern (lange Winter)	Podsole oder Rohhumus-Bleicherden	Boreale Nadelwälder (Taiga), sehr frostresistent
IX	Polares ; arktisches und antarktisches, mit sehr kurzen Sommern	Humusreiche Tundraböden mit starken Solifluktionserscheinungen	Baumfreie Tundravegetation, meist über Permafrostboden

gen zur Ausbildung eigener Floren mit vielen neoendemischen Arten.

Die Klimaänderung vollzieht sich in vertikaler Richtung viel rascher als in horizontaler, z. B. in den Nordalpen bei einem Meter Höhenunterschied um etwa denselben Betrag wie am Alpenfuß um einen Kilometer polwärts.

Die Höhenstufen sind deshalb im Vergleich mit den Zonobiomen ganz schmale um den Berg verlaufende Gürtel. Aus diesem Grunde sind die Ökotope zwischen den Höhenstufen kaum auffallend mit Ausnahme des subalpinen Ökoton zwischen der hochmontanen und der unteren alpinen Stufe, aber auch nur dann, wenn die hochmontane Stufe eine Waldstufe ist und die alpine baumlos. In extrem ariden Gebirgen mit heißen Sommern fällt die Waldstufe ganz aus und die montanen Steppen gehen gleitend in die alpine Stufe über.

Die Niederschlagshöhe nimmt meistens in den Gebirgen infolge von Steigungsregen von unten nach oben anfangs rasch zu, über der normalen Höhe der Wolkendecke jedoch oft steil ab. Für die Zonobiome gilt diese Regel in der Richtung vom Äquator polwärts nicht. Ein weiterer Unterschied ist die Tageslänge, die mit zunehmender Höhe keine Änderung erfährt, wohl aber polwärts, das gilt auch für den Sonnenstand. Die direkte Sonnenstrahlung nimmt im Gebirge mit der Höhe zu, die diffuse dagegen ab, so daß die Gegensätze zwischen sonnigen und schattigen Standorten immer schärfer werden, polwärts ist das Gegenteil der Fall.

Abb. 6 zeigt die ökologischen Klimadiagramme aus den oberen Höhenstufen der Gebirge. Die Bezeichnung der Orobiome erfolgt nach dem Zonobiom, aus dem sich das Gebirge erhebt. Zum Orobiom I gehören alle Gebirge, die

innerhalb des äquatorialen Zonobioms I liegen (z. B. der Kilimandscharo), zu Orobiom III gehören Gebirge, die sich aus der heißen Wüstenzone des ZB III erheben (z. B. das Tibesti-Gebirge) usw. Solche Orobiome nennen wir *unizonale Orobiome*. *Multizonale Orobiome* sind dagegen andere, die sich über mehrere Zonen erstrecken, wie der Ural vom Zonobiom IX im Norden bis zum Zonobiom VII im Süden. Die Höhenstufenfolgen müssen in diesen Fällen für die einzelnen zonalen Abschnitte als *Sub-Orobiome* ge-

trennt behandelt werden. *Interzonale Orobiome* liegen zwischen zwei Zonobiomen und bilden oft eine scharfe Klimascheide, z. B. die Alpen zwischen dem Zonobiom VI und IV. In diesem Falle unterscheiden sich die Höhenstufenfolgen auf der Nord- und auf der Südabdachung sehr scharf voneinander und müssen als Sub-Orobiom VI und Sub-Orobiom IV beschrieben werden, wobei zu berücksichtigen ist, daß die intramontanen zentralen Gebirgstäler mit kontinentalerem Klima ebenfalls eine eigene Hö-

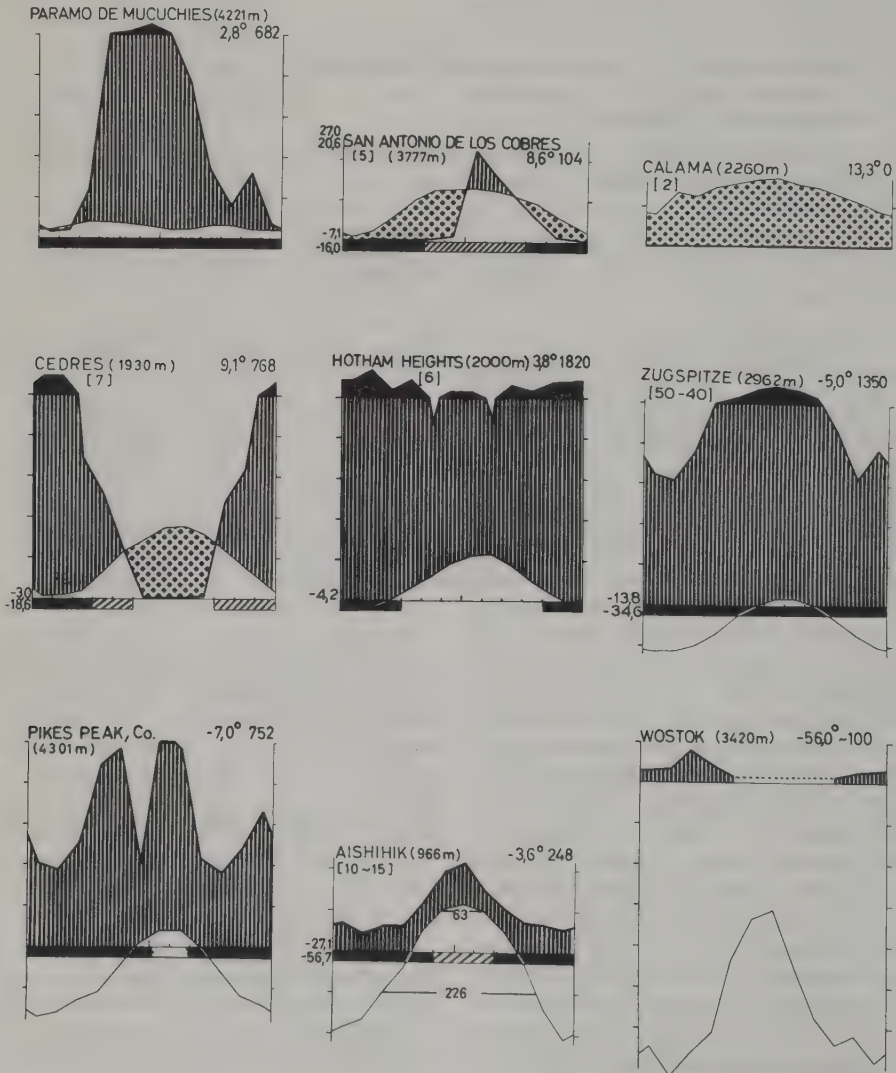


Abb. 6: Beispiele von Gebirgsklimaten: Orobiome (der einzelnen Zonobiome) Obere Reihe: I (Venezuela), II (Peru), III (Chile); mittlere Reihe: IV (Libanon), V (Australien), VI (Mitteleuropa); untere Reihe: VII (Colorado, USA), VIII (Alaska) IX (Antarktis). Diese Klimatypen kommen im Tiefland nirgends vor (aus WALTER et al. 1975).

henstufenfolge (zentrale Sub-Orobiome) aufweisen. Besonders kompliziert sind die Verhältnisse in den Anden (ELLENBERG 1975).

Unter Pedobiomen (PB) verstehen wir innerhalb der Zonobiome die Flächen, bei deren Böden sich das Muttergestein stärker auswirkt als das Klima. Die Pedologen sprechen von intrazonalen Böden, wenn diese Böden nur in einer Zone vorkommen, und von azonalen Böden, sofern sie in mehreren Zonen unverändert zu finden sind. Entsprechende Unterschiede weist auch die Vegetation auf solchen Böden auf. Doch ist die Unterscheidung von intrazonalen Böden bzw. Vegetation von azonalen in den meisten Fällen kaum möglich. Deswegen ist es zweckmäßiger nur von *azonalen Böden* und *azonaler Vegetation* zu sprechen, wenn sich die Beschaffenheit des Substrats stärker auswirkt als das Klima.

Nach der Art des Substrats werden die Pedobiome eingeteilt in: Lithobiome (Felsgesteine), Psammobiome (Sandböden), Halobiome (Salzböden), Helobiome (Sümpfe), Hydrobiome (mit Wasser überstaute Böden) und Peinobiome (nährstoffarme Böden, von peina, gr. = Hunger) oder Amphibiome (nur zeitweise überflutete Böden, wie Auenböden, Mangroven usw.).

Pedobiome nehmen mosaikartig oft relativ kleine Flächen ein, sie kommen in allen Zonobiomen vor, aber sie können sich auch über sehr große Gebiete erstrecken, wie die Sudd-Sümpfe am Weißen Nil (150 000 km²) oder die noch ausgedehnteren Moore von Westsibirien, die Lavadecken in Idaho (USA), fluvioglaziale Sandflächen, die nährstoffarmen Böden der Campos cerrados in Zentral-Brasilien, die baumlose Nullarborfläche in Australien über Kalkgestein usw. Sie werden im speziellen Teil behandelt. Bei unserer Gliederung der Geobiosphäre ergeben sich somit drei Reihen: Die erste klimatische von den Zonobiomen ausgehend, die zweite orographische mit den Orobiomen und die dritte pedologische mit den verschiedenen Pedobiomen.

Die Grundeinheit für alle diese drei Reihen ist die noch sehr große ökologische Einheit – das *Eu-Biom* (oder einfach Biom). Wir verstehen darunter eine übersehbare Landschaftseinheit, z. B. in der klimatischen Reihe die mitteleuropäischen Laubwälder oder bei den Wüsten die Sonora-Wüste, in der orographischen Reihe das Kilimandscharo-Gebirgsmassiv oder die

Sierra Nevada in Südspanien, während man die Alpen schon in mehrere Biome aufspalten wird und umso mehr die Rocky Mountains oder die Anden. Große Biome in der pedologischen Reihe sind die oben genannten Beispiele, kleinere die Sand Hills in Nebraska (USA), verkarstete Flächen im Jurakalkgebiet, die ostafrikanischen Mangroven usw.

Es muß die zukünftige Aufgabe von ökologischen Monographien der einzelnen Länder sein, diese Eu-Biome auszuscheiden und genauer zu beschreiben. In der Sowjetunion wird es bereits in allen Gebietsmonographien, z. B. für den Kaukasus, die Kaspische Niederung, Westsibirien usw. gemacht, indem man von einzelnen «Rayonen» spricht. In unserer Gesamtübersicht der Geo-Biosphäre werden wir nur einzelne Beispiele von Eu-Biomen bringen; denn ihre Zahl geht in die vielen Hunderte. Wir sind noch nicht in der Lage eine vollständige Liste der Eu-Biome für die einzelnen Kontinente zu geben. Das ist mehr eine Aufgabe für die ökologische Landeskunde und setzt genaue Lokalkenntnisse voraus.

3.4 Das Biogeozön mit den Synusien; Biogeozönkomplexe

Als Grundeinheit der großen ökologischen Einheiten bezeichneten wir das Eu-Biom d. h. einen Lebensraum von überschaubarer, aber immer noch sehr großer Ausdehnung. Für die Gliederung in große Einheiten benutzten wir die klimatischen Verhältnisse, die Orographie und besondere Böden, deren Charakter vom Muttergestein bestimmt wird und nur in geringerem Maße vom Klima.

Für die Abgrenzung der kleinen ökologischen Einheiten ist es am zweckmäßigsten die Vegetation zu verwenden.

In einem landschaftlich-geographisch einigermaßen einheitlichen Gebiet, das einem Eu-Biom entspricht, spielen genetisch und historisch bedingte floristische Unterschiede keine Rolle. Auch das Großklima wird nur unbedeutende Abweichungen aufweisen. Eine größere Bedeutung kommt aber dem Kleinklima zu, also der Hang-, Gipfel- oder Muldenlage mit geringen Höhenunterschieden, sowie der Exposition und Neigung, insbesondere jedoch den Unterschieden des Bodens, des Grundwasserstandes usw. Aber gerade auf solche Unter-

schiede reagiert die Vegetation sehr scharf, indem sich die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften (Phytozönosen) quantitativ oder qualitativ ändert. *Soweit der Mensch nicht störend eingreift* (aber nur dann!), *darf man deshalb die Pflanzengemeinschaft als Indikator für die ökologischen Verhältnisse eines Wuchsorts oder Biotops betrachten.* Die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften läßt sich mit den in der Vegetationskunde üblichen Methoden feststellen und voneinander im Gelände abgrenzen, allerdings meist umso schwieriger je natürlicher die Vegetation ist; denn die Pflanzendecke ist im Prinzip ein Continuum.

Die einer bestimmten Pflanzengemeinschaft (Phytozönose) entsprechende ökologische Einheit ist das *Biogeozön* (BGZ), von SUKATCHEV als Biogeozönose bezeichnet. Da zu jeder Phytozönose eine bestimmte Fauna, insbesondere Kleintierlebewelt gehört, handelt es sich um Biozönosen, die man unter Einbeziehung der abiotischen Faktoren kurz als Biogeozöne bezeichnen kann. Die bisher genauer untersuchten Ökosysteme sind solche Biogeozöne.

Das Biogeozön ist die kleine Grundeinheit des ökologischen Systems, sie läßt sich jedoch in noch kleinere Teileinheiten unterteilen – die *Synusien*. Diese sind «Arbeitsgemeinschaften» von ökologisch ähnlichen Arten und entsprechen den «ökologischen Gruppen» von ELLENBERG (1956).

Was Synusien sind, kann man am besten an einem Beispiel erläutern. Wir wählen zu diesem Zweck einen Laubwald des Zonobioms VI mit einem gemäßigten, nemoralen Klima: Als große Synusien kann man die Baumschicht und auch die Strauchschicht auffassen, weitere kleinere Synusien findet man in der Krautschicht, wie z. B. die Frühlingsgeophyten mit sehr kurzer Vegetationszeit vor der Belaubung des Waldes, sowie die Frühsommerkräuter des Waldbodens und die Spätsommerarten oder die immergrünen Arten. Dazu kommen Synusien von Niederen Pflanzen, wie die Synusie der Flechten an den Baumstämmen und die Moos-Synusie an der Basis der Stämme oder auf Baumstümpfen (vgl. 4.2).

Die Pilze dagegen gehören nicht zu den Produzenten, vielmehr muß man sie als heterotrophe Pflanzen zu den Konsumenten (Parasiten) bzw. Destruenten (Saprophyten) rechnen.

Die Synusien sind nicht etwa Mikro-Ökosysteme, sondern nur *Teilsysteme*; denn sie besit-

zen keinen eigenen Stoffkreislauf oder Energiefluß. Vielmehr ist ihr Stoffumsatz in den Stoffkreislauf des Gesamtökosystems eingebettet, dessen Primärproduktion der Summe der Produktion der einzelnen Synusien entspricht.

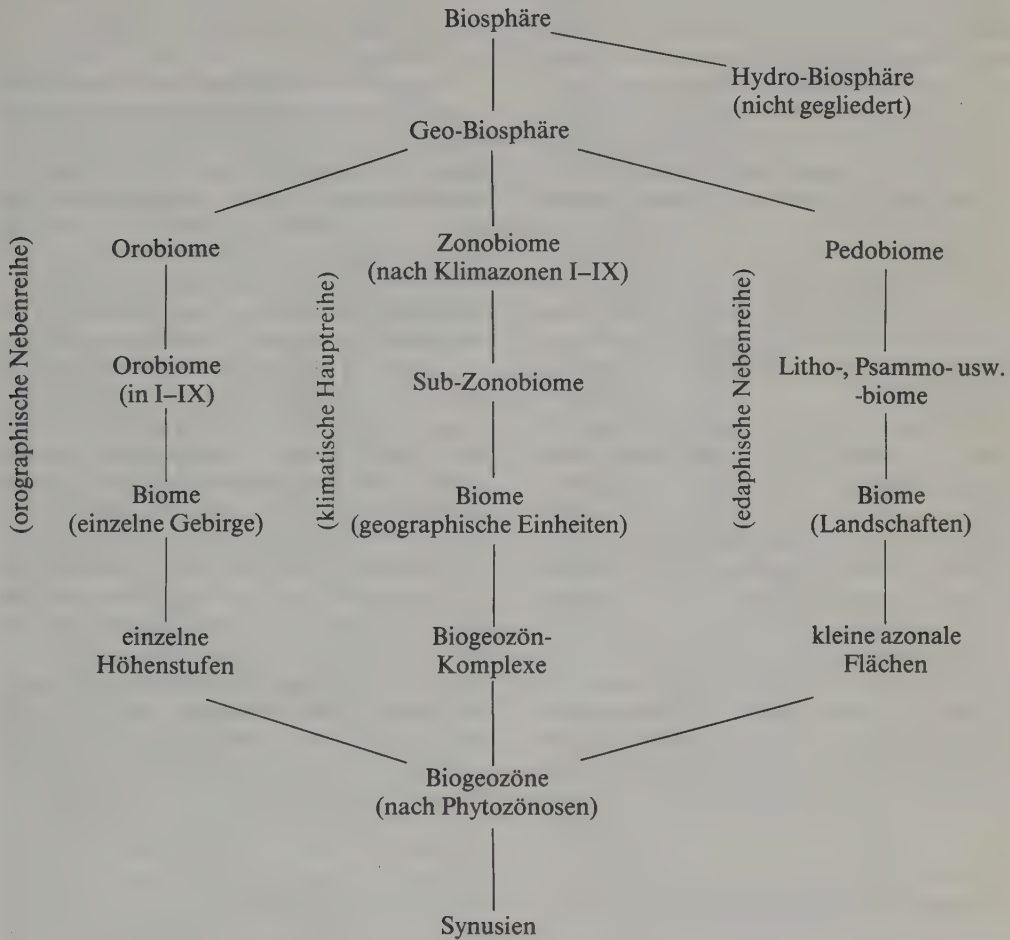
Zwischen der Grundeinheit der großen ökologischen Systeme – dem Eu-Biom – und der Grundeinheit der eigentlichen Ökosysteme – dem Biogeozön – klafft eine noch sehr große Lücke, die durch ökologische Einheiten mittlerer Größe ausgefüllt werden muß. Solche Einheiten wurden ökologisch noch nicht näher untersucht. Wir wollen sie provisorisch als *Biogeozön-Komplexe* bezeichnen. Wir verstehen darunter Biogeozöne, die eine bestimmte räumliche ökologische Reihe bilden oder die zeitlich aufeinanderfolgen (Sukzessionsreihen). Z. B. werden wir bei einem Biom, einer Landschaftseinheit mit einem gewissen Relief, einen Biogeozönkomplex auf den erhöhten Flächen mit einem Mikrorelief finden, das aus einem Mosaik von mehreren Biogeozönen besteht, die Feuchtigkeitsunterschiede der Böden anzeigen, eben als Folge des Mikroreliefs. Ein anderer Biogeozönkomplex wird an die Hänge der eingeschnittenen Täler gebunden sein, deren Böden von oben nach unten eine «Catena» bilden, d. h. eine Reihe mit zunehmend feineren Korngrößen, was mit einer Veränderung der Wasserführung und der Sorption von Nährstoffelementen verbunden ist. Eine solche Catena ist nicht nur eine «Kette» zufällig aufeinander folgender Bodentypen mit Vegetation, Fauna etc. (Biogeozöne), vielmehr sind diese Biogeozöne von ihrer Entstehung her, also genetisch miteinander verknüpft, ebenso hängen sie durch einen gewissen Stoffaustausch usw. zusammen. Ein drittes Beispiel sind die Talauen mit Biogeozönen, die auf eine mit Annäherung an das Flußufer zunehmende Dauer der Überflutung reagieren. Bei einem Eu-Biom eines Orobioms wird jede Höhenstufe einem bestimmten Biogeozön-Komplex entsprechen. Denn die Biogeozöne werden sich je nach Exposition oder der Neigungsgröße unterscheiden. Dazu kommen Biogeozön-Komplexe eventueller Erosionsrinnen oder Schutthalden, bzw. von Horizonten mit Sickerwasseraustritt oder Quellen.

Alle ökologischen Einheiten sind *reale Einheiten*, denn nur solche kann der Ökologe untersuchen. Sie entsprechen deshalb bestimmten Phytozönosen und nicht den abstrakten Einheiten der Vegetationskunde – den Assoziationen oder Verbänden usw. – die auf Grund von vie-

len Bestandsaufnahmen aufgestellt werden, mit ihren Charakterarten, steten Arten, deren Konstanz oder Frequenz man berechnet.

Als Zusammenfassung der oben gegebenen Erläuterungen zu der ökologischen Gliederung der Geo-Biosphäre als Teil der Biosphäre sei zum Abschluß noch ein Schema der gesamten Rangstufenfolge angeführt:

3.5 Schema der Rangstufenfolge der ökologischen Einheiten



3.6 Wie weit sind die Tierarten zonal verbreitet

Bei diesen Ausführungen über die Gliederung der Geo-Biosphäre wurde die Tierwelt nicht erwähnt. Tatsächlich sind die Warmblüter unter den Tieren nur in geringem Ausmaße an die Außentemperatur und damit an die klimatischen Wärmezonen gebunden. Ein interessantes Experiment wurde in dieser Beziehung auf

dem von Falz-Fein begründeten Steppenreservat «Askania Nova» in Taurien nördlich von der Krim zu Beginn unseres Jahrhunderts durchgeführt (WALTER 1974). Afrikanische Wildarten, die in ihrer Heimat niemals Frösten ausgesetzt sind, wie verschiedene Antilopen, Zebras und viele andere hielten in der freien Steppe die sehr kalten, oft stürmischen Winter gut aus und vermehrten sich normal. Die Strauße dagegen brauchen im Winter einen vor Kälte geschützten Raum.

Löwen waren früher noch im Iran verbreitet, sind jedoch vom Menschen wegen ihrer Gefährlichkeit ausgerottet worden und nur noch in den menschenleeren afrikanischen Gebieten, ebenso wie viele andere Wildarten, erhalten geblieben. Die Zugvögel weichen im Winter in wärmere Gebiete aus, während sie im Sommer sich selbst in arktischen Gebieten aufhalten können. Auch von der Niederschlagsverteilung sind die beweglichen Tiere sehr unabhängig, weil sie in Dürrezeiten weit verstreute Wasserstellen aufsuchen können, oder sich von saftigen Pflanzenteilen ernähren, zum Teil auch mit metabolischem Wasser auskommen, d.h. mit Wasser, das im Körper selbst beim Veratmen von Reservefett entsteht, wie bei den Kamelen oder Fettschwanzschafen. Viele Nagetiere verbringen in ariden Gebieten die Tageszeit in unterirdischen Höhlen, in denen die Luft fast wassergesättigt ist und verlassen diese nur nachts, wenn die Luft selbst in heißen Wüsten kühl und feucht ist.

Aber auch die Kaltblüter sind nicht den durch das Klima bedingten Temperaturen schutzlos ausgeliefert, denn sie suchen sich Nischen aus mit ihnen zusagenden Temperaturverhältnissen; z.B. ziehen sie sich in der Mittagshitze in den Schatten oder in den Boden zurück. Viele sind ebenso wie die Nagetiere in den Wüsten nur in der Nacht oberirdisch aktiv. Das dient zugleich auch der Erhaltung ihres Wasserhaushalts. Selbst Frösche können in Trockengebieten existieren; sie überdauern infolge spezieller Anpassungen 6 oder mehr Monate einer Trockenzeit unter der Erdoberfläche.

Die mehr ortsgebundene Bodenfauna mit

den vielen Arthropoden oder den Wurmart ist nicht dem zonalen Klima ausgesetzt, sondern dem im Boden herrschenden Klima, das viel geringere Temperaturschwankungen aufweist mit stark abgeschwächter Jahresperiodizität, fast ohne Tagesschwankungen und mit meist ständig hoher Feuchtigkeit. Deswegen ist die Verbreitung der Tierarten weniger durch klimatische, sondern mehr durch historische Ursachen bedingt.

CHERNOV (1975) hat sich im osteuropäisch-nordasiatischen Raum mit einer besonders klaren Klima- und Vegetationszonierung sehr eingehend mit der Frage befaßt, ob die einzelnen Tierarten in ihrer Verbreitung an bestimmte Klimazonen gebunden sind. In einigen wenigen Fällen ist das der Fall:

Eine sehr deutliche Bindung sogar an die Subzonen weist auf der Taimyr-Halbinsel der sibirischen Arktis die Vogelgattung *Calidris* (Strandläufer) auf (Tab. 2). Weitere Beispiele werden auf Arealkärtchen gezeigt; z.B. *Tipula carinifrons* (eine arktische Bachmücke), *Bombicilla garrulus* (boreal), *Eliomys quercinus* (nemoral s.l.), die Nager *Sicista subtilis* (Steppenzone), *Allactaga saltator* (eine große Springmaus der Halbwüstenzone), sowie u.a. *Microtus arvalis* (eine Wühlmaus der temperierten Zone ohne die boreale), ebenso die Nager: *Calcarius lapponicus* (arktisch), *Aegolius funereus* (boreal), *Marmota bobak* (Steppenzone).

An die Steppenzone streng gebunden ist auch der Zwerghamster (*Phodopus sungorus*) oder die Steppenschabe *Ectobius duskei* ebenso wie die sich von den Horstgräsern der trockenen Steppe ernährende Heuschrecke *Platycleis*

Tab. 2: Verbreitung der *Calidris*-Arten auf der Taimyr-Halbinsel, Nordsibirien (aus CHERNOV)

Arten der Gattung <i>Calidris</i>	Subzonen				
	Zwergstrauch-Tundra	Typische Tundra		Arktische Tundra	
		Südlicher Teil	Nördlicher Teil	Südlicher Teil	Nördlicher Teil
<i>Calidris maritima</i>	—	—	—	—	+ +
<i>C. alba</i> = Sanderling	—	—	—	+ +	+ + +
<i>C. canutus</i>	—	—	—	+	+ +
<i>C. testacea</i>	—	—	+	+ + +	+ + +
<i>C. minuta</i>	+	+ + +	+ + +	+	—
<i>C. alpina</i>	+ +	+ + +	+ +	+	—
<i>C. melanotos</i>	—	+	+	—	—
<i>C. ruficollis</i>	—	—	+	—	—
<i>C. temminckii</i>	+ + +	+ + +	+ +	—	—

+ + + Massenvorkommen, + + verbreitet, + es kommen nur einzelne Nester vor, — fehlend.

eversmanni oder der Rüsselkäfer *Otiorrhynchus velutinus*, aber auch alle anderen Insekten auf zonal verbreiteten Pflanzenarten. Wir sehen somit, daß die Bindung an bestimmte Klimazonen häufiger auf indirekte Weise über die Pflanzen zustande kommen kann, oder es spielt der Wettbewerb zwischen nahe verwandten Arten um geeignete Nischen eine Rolle.

Oft erstreckt sich jedoch das Verbreitungsgebiet über mehrere Zonen, z. B. beim Ren (*Rangifer tarandus*) von der Arktis bis in die Taiga. Das Reh (*Capreolus capreolus*) war früher sowohl in der Laubwaldzone als auch in der Waldsteppe und Steppe verbreitet, ebenso wie der Auerochs (*Bos primigenius*) ursprünglich die Steppe durchzog, dann jedoch durch den Menschen in den Wald zurückgedrängt wurde. Überhaupt hat sich überall auf der Erde das Großwild, sowohl die Huftiere als auch die Raubtiere in unbesiedelte Gebiete (Wälder und Wüsten) zurückgezogen.

Früher waren die Zono-Ökotope mit einer größeren Mannigfaltigkeit der Vegetation und der ökologischen Nischen, wie die Waldtundra oder die Waldsteppe, faunistisch besonders artenreiche Gebiete. Was die ortsgebundenen Regenwürmer betrifft, so sind die Steppen zwar sehr reich an Arten, aber im Hinblick auf den Anteil der zonal gebundenen Arten mit 13 % sehr arm, gegenüber 75 % in der Waldsteppe, 60 % in der Mischwaldzone und 42 % in der Taigazone. Für viele weit verbreitete Insekten gilt das Gesetz der relativen Standortkonstanz und des Biotopwechsels (s. Teil 9). Z. B. findet man den Marienkäfer (*Coccinella septempunctata*) von der Tundrazone bis in die Wüste, was durch die Auswahl von Nischen mit relativ gleichen Außenbedingungen in allen Klimazonen ermöglicht wird. Beim Borkenkäfer der Gattung *Pityogenes* ist die Bindung an eine Zone um so enger, je dünner die Rinde der Zweige ist, die sie befallen, während die Arten unter einer dicken Stammborke polyzonal verbreitet sind. Das gilt auch für *Scolytus multistriatus* und *S. scolytus*, die untere Stammteile der Bäume besiedeln, also nur einem ausgeglichenen Mikroklima ausgesetzt sind. Weit verbreitet ist auch die Ameisenart *Lasius fuliginosus*, die befähigt ist, die Temperatur in ihrem Nest zu regulieren. Das dürfte auch für Bienen gelten. Andere Ameisen sind in der Lage, in Wüsten durchzuhalten, weil sie ihr Nest in grundfeuchten Bodenschichten anlegen. Eine polyzonale Verbreitung wird ebenfalls den Tierarten ermöglicht, die an

Pedobiome gebunden sind, die in verschiedenen Zonen wenig ökologisch veränderte Nischen besitzen, z. B. die Strandwälle an den Meeresküsten mit ausgeworfenen faulenden Tangen.

Die meisten so charakteristischen Anpassungen der Tiere hängen fast immer mit der Lebens-, Verhaltens-, und Ernährungsweise zusammen. Anpassungen an die klimatischen Verhältnisse sind oft präadaptiver Natur, d. h. es waren bereits vorher Eigenschaften gewisser Tiergruppen, die ihnen erst später die Möglichkeit gaben, die betreffenden Nischen in einer bestimmten Klimazone zu besiedeln, z. B. die Fähigkeit vieler Lemminge und anderer Nager, unter einer Schneedecke im aktiven Zustande zu überwintern. Andererseits konnte der Ziesel *Citellus undulatus* im Gegensatz zu seinen Steppeverwandten die Tundra besiedeln, weil er in eine besonders lange Schlafperiode verfällt, die er aber wahrscheinlich in einem Klima mit sehr langer Dürrezeit erwarb. Im osteuropäisch-sibirischen Raum verlaufen die Arealgrenzen vieler Tierarten besonders häufig in Nord-Südrichtung also senkrecht zu den Klima- und Vegetationszonen.

Zusammenfassend kann man deshalb feststellen, daß die Fauna nur selten enge Beziehungen zu den Klimazonen und Zonobiomen aufweist im Gegensatz zu der Vegetation und den Bodentypen. Deswegen gehen die Zoo-Ökologen nur selten auf diese Frage ein. Selbst die Gültigkeit der Bergmann-Allen-Regel, nach der im Zusammenhang mit der Thermoregulation die Körpergröße bei Warmblütern in den kälteren Klimazonen zunimmt, wird von CHERNOV angezweifelt. Zwar scheint sie für die Pinguine auf der Südhemisphäre und die Bären auf der Nordhemisphäre zu gelten, aber bei einer genauen Nachprüfung auf breiter Basis kann man sie nach CHERNOV nicht bestätigen.

Wir werden uns deshalb bei der Besprechung der Konsumenten der einzelnen Zonobiome mit wenigen allgemeinen Hinweisen begnügen müssen. TISCHLER (1976) ist der einzige Zoologe, der in seiner «Einführung in die Ökologie» im Abschnitt über «Landschaftsökologie», Listen von Tierarten für bestimmte Zonobiome angibt.

3.7 Tropische und subtropische sowie humide und aride Gebiete

Mit dem Wesen der Tropen sowohl als einem thermischen wie auch einem hygrischen Klimagürtel hat sich LAUER (1975) beschäftigt und die Tropen kartographisch genau abgegrenzt. Wir haben bereits in 3.2 eine ökologische Gliederung der Erde in 9 Klimazonen erläutert und wollen nun fragen, wie diese sich zu den in der Klimatologie gebräuchlichen Bezeichnungen tropisch und subtropisch in bezug auf die Temperaturverhältnisse sowie arid und humid hinsichtlich des Wasserfaktors verhalten.

a) Als *tropisch* wird allgemein ein Tageszeitenklima bezeichnet, das sich während des ganzen Jahres durch gleichmäßig hohe Temperaturen auszeichnet, also keine durch Wärmeunterschiede bedingte Jahreszeiten aufweist. Letztere können nur durch Regen- und Trockenzeiten verursacht werden, aber in der äquatorialen Zone ist das Klima oft das ganze Jahr feucht. Nur ausnahmsweise findet man auch «tropische Wüsten», die fast das ganze Jahr trocken sind, z. B. Teile von Venezuela, von NE-Brasilien und im Inneren Ostafrikas.

Daraus folgt, daß die Zonobiome I und II zu den Tropen gehören, wobei ZB II sich schon durch eine kühlere Jahreszeit auszeichnet.

Als *subtropisch* bezeichnet man die Übergangszone vom tropischen Klima zum gemäßigten mit einer deutlich ausgeprägten warmen und einer kühlen Jahreszeit; es können in einzelnen Jahren gelegentlich auch leichte Fröste auftreten, namentlich nachts als Strahlungsfröste bei klarem Himmel. Das ist beim ariden subtropischen Zonobiom III der Fall; dieses Zonobiom III fehlt den Ostseiten der Kontinente, die sehr regnerisch sind, wobei vom Äquator polwärts die mittlere Jahrestemperatur stetig sinkt und die kühle Jahreszeit sich immer deutlicher bemerkbar macht, bis schließlich regelmäßig Fröste auftreten, ohne daß eine kalte Jahreszeit zur Ausbildung kommt. Wir haben somit einen allmählichen Übergang vom tropischen Zonobiom I zum warm gemäßigten und feuchten Zonobiom V. Dazwischen liegt ein feuchtes subtropisches Zonobiom II, das sich jedoch schwer von Zonobiom I und Zonobiom V abgrenzen läßt. Man könnte für die Abgrenzung jeweils ein bestimmtes Jahresmittel der Temperatur oder ein gewisses mittleres, bzw. absolutes Jahresminimum der Temperatur festlegen,

doch würde eine solche subjektive Grenzziehung den natürlichen Verhältnissen nicht entsprechen.

Die Begriffe «tropisch», «subtropisch» und «gemäßigt» sind vor allem mit einer bestimmten Vorstellung von der natürlichen Vegetation oder von den Kulturpflanzen verknüpft. Typische tropische Kulturen sind Kakao, Hevea-Kautschukbäume, Kokospalmen, Kaffee, Tee, Bananen u. a.; in den Subtropen kann man noch Dattelpalmen, Citrus-Arten (meist mit Bewässerung) sowie Oliven, Feigen, Granatäpfel u. a. anbauen. Aber diese Kulturen (bis auf die Datteln) sind auch typisch für das Zonobiom IV mit mediterranem Klima. Tatsächlich hat dasselbe im Sommer einen subtropischen Charakter, aber die Winter mit viel Regen und episodischen stärkeren Kälteeinbrüchen tragen schon mehr den Charakter des gemäßigten Klimas; Fröste können in einzelnen Jahren an den genannten Kulturen schwere Schäden anrichten. Das arido-humide Klima des Zonobioms IV ist somit ein subtropisch-gemäßigter Übergangstypus.

Man pflegt meist der Frostgrenze eine überrasgende Bedeutung beizumessen. Aber für die Vegetation stimmt das nicht ganz. Nicht die 0° C-Temperatur ist für die frostempfindlichen Pflanzen schädlich, sondern das Gefrieren ihrer lebenden Zellen; dieses tritt jedoch erst bei einigen Grad unter Null ein, und bei Unterkühlung der Gewebe sogar erst bei stärkerem Frost. Andererseits werden die eigentlich tropisch-subtropischen Arten bereits bei Temperaturen über 0° C durch «Erkältung» geschädigt. Sie werden zwar nicht sofort abgetötet, sondern gehen nach einiger Zeit ein, empfindliche tropische Arten der tiefen Lagen bereits bei relativ hohen Temperaturen (vgl. S. 87). Doch fehlen in dieser Beziehung noch systematische Untersuchungen. Auf das Problem der «Abhärtung» der Pflanzen kommen wir in Bd. 3, Zonobiom VI, zurück.

b) Noch schwieriger ist die Abgrenzung von *ariden* und *humiden* Gebieten. PENCK (1910) hatte vorgeschlagen als arid, also trocken, die Gebiete zu bezeichnen, in denen die Niederschläge durch die Verdunstung aufgezehrt werden können und als humid solche, in denen ein Überschuß an Niederschlägen vorhanden ist, der durch die Flüsse zum Meer abgeführt wird. Die «Trockengrenze» trennt diese Gebiete und verläuft dort, wo Niederschlag und Verdunstung (in mm ausgedrückt) gleich hoch sind. Es

kann keine scharfe Grenze sein, denn in Jahren mit geringen Niederschlägen wird sie sich gegen das humide Gebiet verschieben, in regenreichen Jahren dagegen ins aride. Es kommt also auf die Mittellage vieler Jahre an.

Unter der Verdunstung ist dabei nicht die aktuelle Verdunstung gemeint, sondern die potentielle, die mit dem Sättigungsdefizit der Luft ansteigt. Sie nimmt bei höheren Temperaturen und abnehmender Luftfeuchtigkeit zu, während die aktuelle sich genau umgekehrt verhält. Denn in warmen und trockenen Gebieten ist die Vegetation spärlich und die Bodenoberfläche meist trocken, so daß nur wenig Wasser an die bodennahe Luftschicht abgegeben werden kann. Diese Tatsache zeigt Abb. 7. Die höchste aktuelle Verdunstung findet in Osteuropa über dem ausgedehnten Sumpfgebiet des Pripjat-Beckens statt, während sie in der Richtung zum Kaspischen Meer mit geringeren Niederschlägen immer mehr abnimmt. Sie kann nie höher als der Niederschlag sein, wenn nicht durch Bewässerung oder Flüsse zusätzliches Wasser dem ariden Gebiet zugeführt wird.

Die potentielle Verdunstung oder Evaporation entspricht nur dann der aktuellen, wenn es sich um ein das ganze Jahr hindurch sehr nasses Sumpfgebiet oder eine freie Wasseroberfläche handelt. Deshalb verwendet man heute in der Meteorologie zur Messung der potentiellen Evaporation einen Standardtank – «Class A pan» des U.S. Weather Bureaus.

Dieser runde Tank aus verzinktem Eisenblech (Tiefe 25 cm, $\varnothing = 120$ cm) steht auf einer Holzplatte

10 cm über der Bodenoberfläche, so daß Luft unter der Platte zirkulieren kann. Der Tank wird bis auf 5 cm unter dem Rand mit Wasser gefüllt und nachgefüllt, wenn das Wasser um $2\frac{1}{2}$ cm abgesunken ist. Die in der Meteorologie noch vielfach durchgeführte Verdunstungsmessung mit der Wild'schen Messingschale, eignet sich dazu nicht, weil sie in der meteorologischen Hütte vor Strahlung geschützt aufgestellt wird und deshalb viel zu niedrige Werte ergibt. THORNTHWAITE hatte vorgeschlagen, zur Messung an Stelle des Tanks die Wasserabgabe eines kurzen Rasens bei optimaler Wasserversorgung (Grundwasserspiegel ständig in 50 cm Tiefe) zu verwenden und diese Werte als potentielle «Evapotranspiration» zu bezeichnen.

Die Evaporation des Tanks «Class A» weist natürlich den «Oaseneffekt» auf; sie ist größer als die Verdunstung von einem See, denn die zur Verdunstung notwendige Energie wird dem Tank nicht nur durch die Strahlung, sondern auch durch die advective Wärme der von der Umgebung stammenden, über der Bodenoberfläche erhitzten Luft durch Wind zugeführt. Dieser Anteil ist in ariden Gebieten größer als im humiden. Um die Werte denen der Verdunstung von Seen anzugleichen, werden die mit dem Tank gemessenen Werte durch Multiplikation mit dem Faktor 0,8–0,6 (in extremen Wüsten 0,5) reduziert. Diese Faktoren wurden durch Vergleiche von einzelnen Seen- und Tankwerten in USA ermittelt (KOHLER et al. 1959).

Es fragt sich, ob diese Reduktion berechtigt ist. Denn man will ja die potentielle Evaporation über dem Festland bestimmen; wenn dieses jedoch von großen Seen bedeckt wäre, so hätte das eine starke Klimaänderung zur Folge. Schon das Klima von großen bewässerten Oasen ist bedeutend kühler, als das der umgebenden Wüste.

Messungen mit dem Tank «Class A» liegen nur von relativ wenigen Stationen vor. Deshalb haben PENMAN und THORNTHWAITE Formeln aufgestellt, um nach den von den meisten Stationen veröffentlichten Daten die potentielle Evaporation zu berechnen. Die etwas abgeänderte Formel von PENMAN wurde verwendet, um die Lage der PENCK'schen Trockengrenze auf den einzelnen Kontinenten zu berechnen (HENNING I. und D. 1976). Die Problematik dieser Berechnung wird von den Autoren dargestellt. Die Gültigkeit der Formel setzt z. B. «einen Wasserkörper ohne Wärmekapazität» voraus, was es nicht gibt. Die potentielle Verdunstung hängt stets von der Beschaffenheit der verdun-

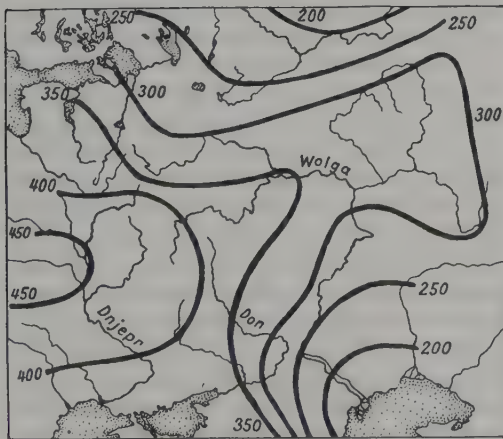


Abb. 7: Tatsächliche (reale) Verdunstung (in mm) in Osteuropa (nach KOTSCHARIN und OPOKOW, aus WALTER 1960).

steten Fläche ab und läßt sich von dieser nicht abstrahieren, wenn man nicht mit irrationalen Werten arbeiten will.

Einem Wasserkörper mit sehr geringer Wärmekapazität entspricht ein dauernd wassergesättigt gehaltenes Filtrierpapier des Piche-Evaporimeters. Die Meteorologen verwenden weißes Papier. Da sie die Messung in der meteorologischen Hütte unter Strahlungsschutz durchführen, spielt die Farbe keine Rolle. Bei ökologischen Messungen im Freien verwendet man grünes Papier, um die Verdunstung mit der Transpiration grüner Blätter zu vergleichen. Dadurch ergibt sich bei voller Sonnenstrahlung infolge stärkerer Absorption der Strahlung gegenüber weißem Papier eine ca. 30 % höhere Verdunstung (WALTER 1960, Seite 168 ff). Aber das Piche-Evaporimeter eignet sich nur zur Feststellung der Verdunstungsunterschiede an verschiedenen Standorten, die durch das Mikroklima bedingt werden.

Da es überhaupt keine abstrakte klimatologische Verdunstung geben kann, müssen die Henning'schen Karten (vgl. auch HENNING 1977 und 1977 a) mit dem Verlauf der Trockengrenze durch bestimmte Merkmale überprüft werden, die es im Gelände erlauben humide und aride Gebiete zu unterscheiden.

Das sind folgende Merkmale:

1. Abflußlose (endorheische) Gebiete sind mit Sicherheit arid.
2. Salzanreicherung im Boden, und das Auftreten von Halophyten (Salzpflanzen) ist nur in ariden Gebieten möglich, wenn wir von den Meeresküsten und salzigen Quellen absehen.
3. Bodenprofile mit Aufbrausungshorizont (CaCO_3 -Ausscheidung) sind, wenn keine Kalkgesteine anstehen nur in ariden Gebieten vorhanden. Für humide Gebiete sind podsolige und ferallitische Böden bezeichnend.
4. Sofern das Quellgebiet im ariden Gebiet liegt, kommen nur periodisch- oder episodisch- wasserführende Flüsse vor.

Überprüft man nach diesen Merkmalen den Verlauf der Trockengrenze auf den HENNING'schen Karten, soweit wir über die entsprechenden Geländekenntnisse verfügen, so erkennt man, daß in Nordamerika die von Nord nach Süd verlaufende Grenze viel zu weit östlich im humiden Gebiet liegt. In der Langgrasprairie gibt es keine abflußlosen Senken und keine Anzeichen von verbrackten Böden; die Bodenprofile der Prärieböden haben keinen Aufbrausungshorizont, sie sind vielmehr bis zum

Grundwasser durchfeuchtet. Es handelt sich somit noch um ein semihumides Gebiet. Erst westlicher in der gemischten und noch deutlicher in der Kurzgrasprairie treten alle diese Merkmale auf. Die Trockengrenze von HENNING am Schnittpunkt mit der Kanadischen Grenze müßte um etwa 400 km nach Westen verschoben werden und südlicher auf dem 38°N sogar um etwa 1700 km. Ebenso gibt es keinerlei Anzeichen für ein arides Gebiet im Südosten der USA bis nach Florida im Süden. Im Gegenteil, von North Carolina bis nach Georgia sind gerade sehr nährstoffarme Moore und Heiden mit Insektivoren (*Dionaea*, *Sarracenia*) sowie *Taxodium*-Sümpfe verbreitet. Das ganze östliche Nordamerika ist humid. In Osteuropa weist die nördlichste Schwarzerde ähnlich wie die Prärieböden keinen Aufbrausungshorizont auf. Dieser tritt zugleich mit den schimmelartigen Kalkausscheidungen erst im Profil der Mächtigen Schwarzerde auf. Mit dieser beginnt das semiaride Gebiet und nicht über 400 km nördlicher im Polesje-Gebiet. Ebenso fehlen alle Anzeichen dafür, daß in Mitteleuropa oder an der Loire in Mittelfrankreich und sogar in SE-England aride Gebiete vorkommen. Zwar findet man kleine halophile binnenländische Wiesen lokal in Mitteleuropa, aber nur dort, wo Quellen mit salzigem Wasser austreten. Sie bleiben streng auf diese Austrittsstellen beschränkt. Das ganze westliche Europa ist von Natur aus ein Laubwaldgebiet. Relativ trocken sind nur Fels- und Sandböden sowie Kalk- und Lößhänge in Südexposition.

Auch auf den anderen Kontinenten dürften die ariden Gebiete bedeutend kleiner sein als nach HENNING. Nur in Südamerika stimmt der Verlauf der Grenze am Rio de La Plata mit unseren Beobachtungen im Gelände überein. Denn die Pampa ist bereits semiarid, aber im südlichen Brasilien fehlen Trockengebiete. Sehr schwer ist die Beurteilung der Aridität in Klimagebieten mit einer ariden und einer humiden Jahreszeit, also im Bereich des humid-ariden Zonobioms II mit humider Sommer- und arider kühler Winterzeit und des aridohumiden Zonobioms IV mit sehr aridem Sommer und hohen Niederschlägen, sowie niedriger potentieller Evaporation im Winter. Die Winterregenmenge ist so hoch, daß die Flüsse viel Wasser dem Meere zuführen, es gibt keine abflußlosen Becken. Salze, die sich im Sommer anreichern könnten, werden ausgewaschen. Das einzige Merkmal für die Aridität im Sommer sind die

trockenen Flußbetten, die nur nach einem starken Gewitterguß episodisch Wasser führen.

Auffallend in diesem Gebiet ist, daß in den im Winter vorhandenen sehr flachen Seen, sogar *Isoëtes* wächst, die zu einer für nährstoffarme Wasserbecken der extrem humiden Gebiete typischen Gattung gehört. Als Beispiel seien solche Seen für Sardinien auf dem Basaltplateau «Giara die Gestura» angeführt: Durch die auf dem schwer zugänglichen, unbewohnten Tafelberg (520 m NN) verwilderten Pferde, die im Frühjahr die Wasservegetation abweiden, erfolgt eine starke Düngung der Becken. Aber im Sommer, wenn die Seen austrocknen, schleppen Ameisen alle organischen Reste in ihre Nester weg, so daß nur eine dünne nährstoffarme Bodenschicht mit den im Ruhezustand befindlichen unterirdischen *Isoëtes*-Resten verbleibt. Infolgedessen ist das Wasser nach den Regenfällen im Winter oligotroph, d. h. nährstoffarm, was für *Isoëtes* günstig ist. Es findet außerdem eine Massenvermehrung des Blattfußkrebses *Lepidurus apus* statt. Der Boden des Seebeckens mit einer dünnen Sedimentschicht zeichnet sich durch extreme Phosphorarmut und einen pH-Wert von 5,3 bis 6,3 aus (MARGRAF 1981). In der Umgebung der Seen wächst dagegen eine typische mediterrane Vegetation mit Korkeichen, *Cistus*-Arten, *Myrtus communis* und *Asphodelus ramosus*.

Auch im humid-ariden Klima des Zonobioms II sind die Sommerregen so stark, daß man die Merkmale des ariden Klimas im Winter nicht findet. Erst im Grenzgebiet zum Zonobiom III nimmt die Regenmenge ab, und es bilden sich abflußlose Salzpflanzen aus, z. B. in der Kalahari neben den nicht verbrackten Kalkpflanzen mit unterirdischem Abfluß.

Wenn wir von der Ausbildung der Salzböden absehen, spielt die Trockengrenze ökologisch und vegetationskundlich keine große Rolle. In dem gemäßigten Klimagebiet fällt sie mit der Waldsteppenzone zusammen, in der sich das Zonobiom VI der Laubwälder und das Zonobiom VII der Grassteppe mosaikartig verzahnen, während sie in den Tropen weniger auffallend im Bereich der Trockenwälder und Savannen liegt und erst im semiariden Gebiet durch das Auftreten von Brackböden mit halophilen Pflanzenarten markiert wird. Landwirtschaftlich ist sie ebenfalls ohne Bedeutung. Denn im semiariden Gebiet genügt die im Boden gespeicherte Wassermenge für den Ackerbau; die nicht ausgelaugten Böden sind besonders fruchtbar (Schwarzerden) und die günstigen Strahlungsverhältnisse schaffen gute Voraussetzungen für hohe Ernteerträge. Erst wenn die Trockenheit stärker ausgeprägt ist und die

Schwankungen der Niederschläge zwischen den Jahren zunehmen, wird der Ackerbau infolge der häufigen Mißernten selbst bei der «dry farming»-Methode unrentabel, so daß die Randgebiete zur Wüste nur noch als Weideflächen zunächst für Rinder und dann für Schafe und Ziegen extensiv genutzt werden.

Die einzelnen Evapotranspirationsskizzen von THORNTHWAITE lassen sich ebenfalls weder ökologisch noch landwirtschaftlich auswerten. Man könnte aus ihnen nur entnehmen, wo feuchtes Grasland oder überstaute Reisfelder (TALSMA und LELIJ, 1972) im humidesten Gebiet ohne Bewässerung das ganze Jahr möglich sind, bzw. in welchen Monaten sie in weniger humiden Gebieten zusätzliches Wasser brauchen. Für den Ackerbau, den Obstbau und die Forstwirtschaft ist die Kenntnis der Wasservorräte im Boden wichtiger. Diese hängen jedoch nicht von der potentiellen Evapotranspiration, sondern von der aktuellen Evaporation und der Beschaffenheit der Böden ab.

Auch aus den ökologischen Klimadiagrammen kann man nicht ersehen, ob es sich um ein hydrologisch humides oder arides Gebiet handelt. Denn sie geben nur die für das betreffende Klimagebiet vorhandene *relativ humide oder aride Jahreszeit* an. Der Vergleich der Temperaturkurve mit der Niederschlagskurve beruht darauf, daß der Jahresgang der Temperatur mit dem der potentiellen Evaporation fast identisch ist, die Evaporation steigt nur im Frühjahr etwas früher an und fällt im Herbst etwas später ab. Doch ist die Relation zwischen der Temperatur in °C und der potentiellen Evaporation in mm nicht konstant, sondern sie nimmt mit zunehmender Aridität ständig ab. Das genaue Verhältnis der Temperatur in °C zu der Evaporation in mm haben wir in Argentinien nachgeprüft. Es betrug in NW-Argentinien 1 : 5, in der Pampa 1 : 7, in den arideren Teilen 1 : 10 und im ariden Patagonien mit dauernd starken Winden sogar bis 1 : 15 (WALTER 1967 a, b). Ökologisch ist die Relativität der Dürrezeit bei den Klimadiagrammen insofern von Vorteil, weil ja auch die Dürre-resistenz der Pflanzen in den einzelnen Klimagebieten relativ ist: Xerophile mitteleuropäische Arten sind weniger dürre-resistent als solche in der Steppenzone und letztere weniger als die als xerophil bezeichneten Arten in den Wüstenzonen.

Ein rein physikalisch begründetes Maß für die Aridität ist das Verhältnis $Q/L \cdot N$ (BUDYKO, 1980), in dem Q die Strahlungsbilanz an der

Erdoberfläche (net radiation) ist, N der Jahresniederschlag und L die Verdampfungswärme des Wassers (bei 25° C $583 \text{ cal. g}^{-1} = 2448 \text{ J.g}^{-1}$). Die Trockengrenze zwischen aridem und humidem Gebiet entspricht dem Wert 1 ($Q = L.N$) von diesem BUDYKO-Verhältnis, d.h. sie ist dort, wo die eingestrahlte Energie gerade genügt, um den gesamten Niederschlag zu verdampfen. In den humiden Waldgebieten der gemäßigten Zone liegen die Werte zwischen 1 und $\frac{1}{3}$, in der Tundra unter $\frac{1}{3}$. In ariden Gebieten (Steppen, Savannen, tropischen Trockenwäldern) findet man Werte von 1–2, in den Halbwüsten von 2–3 und in Wüsten über 3. Die Übereinstimmung mit den ökologischen Befunden scheint in großen Zügen gut zu sein. Aber bei genauer Betrachtung dürften in vielen Gebieten Abweichungen auftreten; denn durch die Winde wird advektive Energie zu- bzw. abgeführt; in Westeuropa z. B. spielen Warm- und Kaltluftfronten eine sehr große Rolle.

3.8 Salzbodentypen in Abhängigkeit vom Ariditätsgrad

Salzböden bilden sich, wie erwähnt, nur in ariden Gebieten insbesondere in den tiefen Teilen des Reliefs, werden also oft von hochstehendem Grundwasser beeinflusst und sind somit meist Naßböden. Die Zusammensetzung des Grundwassers ändert sich beim Übergang vom humiden Gebiet zum ariden und im letzteren auch in Abhängigkeit vom Ariditätsgrad.

Nirgends läßt sich das besser erkennen, als in der osteuropäischen Niederung, wo in der Richtung von NNW nach SSE das Klima immer wärmer wird und zugleich die Jahresniederschläge immer mehr abnehmen, die Aridität somit ständig zunimmt (Walter 1974).

Im humiden Waldgebiet mit vorwiegend podsoligen Böden ist das Grundwasser nährstoffarm, sauer und oft durch Humussole braun gefärbt. Anders im ariden Gebiet, in dem das Grundwasser lösliche Salze enthält, deren Quantität und Qualität mit zunehmender Aridität sich ändert. Bei Naßböden steigt in der heißen Jahreszeit das Grundwasser kapillar bis zur Oberfläche, wobei das Wasser verdunstet und die Salze sich anreichern – ein Vorgang, den man als *Verbrackung* bezeichnet. Man unterscheidet 3 Arten:

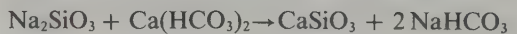
1. Kalkverbrackung

Im semiariden Gebiet der Waldsteppe ist im Grundwasser $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ in größeren Mengen gelöst. In den alkalitropen Niederungsmooren mit großen Bulten von *Carex omskiana* (aff. *C. elata*) gelangt es an die Bodenoberfläche und reichert sich dort nach dem Verdunsten von Wasser als CaCO_3 an. Der Torf enthält oft bis zu 40 % Kalk, sein pH-Wert ist 7,0–8,1.

2. Sodaverbrackung (Solonzierung)

In der arideren Steppenzone sind bereits geringe Mengen an Na-Salzen im Grundwasser vorhanden. Die aufsteigenden Na-Ionen bilden im Humushorizont Na-Humuskomplexe, die in der feuchteren Jahreszeit, wenn der Humushorizont mit Wasser und CO_2 angereichert wird einer Hydrolyse unterliegen, wobei Natron (NaHCO_3) bzw. Soda (Na_2CO_3) entsteht:

$\text{Na-Humat} + \text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{H-Humat} + \text{NaHCO}_3$
oder Na-Silikate setzen sich mit $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ um:



In beiden Fällen wird in der feuchten Jahreszeit das Na-Bikarbonat in das Grundwasser geschwemmt, reichert sich jedoch im Sommer in den oberen Bodenhorizonten an, die stark alkalisch reagieren ($\text{pH} = 9,0$), was zu einer Sodaverbrackung (Solonzierung) führt (GEDROIZ 1929, KOVDA 1939). Zeiger einer schwachen Sodaverbrackung sind: *Trifolium fragiferum*, *Triglochin maritimum*, *Juncus gerardi*, *Geranium collinum*, *Taraxacum bessarabicum*, *Aster tripolium* (*Potentilla anserina* ist unempfindlich und deshalb häufig). Bei stärkerer Verbrackung stellen sich ein: *Scirpus maritimus*, *Puccinellia palustris*, *Peucedanum latifolium*, *Senecio racemosus* u. a.

3. Chlorid-Sulfatverbrackung (Solontschakbildung)

In der ariden südlichen Steppe oder Halbwüste enthält das Grundwasser immer mehr Sulfate und schließlich auch Chloride des Natriums, so daß sie sogar die Menge der Karbonate übertreffen. Unter diesen Umständen reichern sich die Na-Salze an der Bodenoberfläche an und bilden Salzkrusten und zwar schwarze (black alkali) beim Soda-Solontschakboden (mit Humussolen) oder weiße (white alkali), wenn es sich um NaCl mit Na_2SO_4 handelt, denn bei

hohen Salzkonzentrationen werden die Humusstoffe ausgefällt.

Da in ariden Gebieten hoher Grundwasserstand außer in abflußlosen Becken nur in Flußtälern vorkommt, begleiten die Solontschakböden die Flußläufe. Häufig ist die Salzkruste blasenförmig aufgetrieben. Die Zeigerpflanzen sind hier: *Salicornia europaea*, *Suaeda*- und *Limonium*-Arten und viele andere Eu-Halophyten (siehe 5.2.5). Diese Salzböden zeichnen sich durch sehr typische Profile aus. Auf Abb. 8 ist ein Solontschakprofil mit hohem Stand des salzigen Grundwassers gezeigt. Da bei dieser Chlorid-Sulfatverbrackung die Salzkonzentration in der Humusschicht stets hoch ist, wird der Humus ausgefällt. Der Humushorizont A_1 ist tiefschwarz und geht in den helleren A_2 über. Darunter beginnt der C-Horizont, in dem aus der vom Grundwasser aufsteigenden Salzlösung der schwerlöslichere Gips in Form von Röhrchen ausfällt, während die leichtlöslichen Salze (NaCl , Na_2SO_4) bis zur Oberfläche aufsteigen und dort eine weißliche Kruste bilden, die während der feuchten Jahreszeit verschwindet. Unter dem Gips-Horizont beginnen die

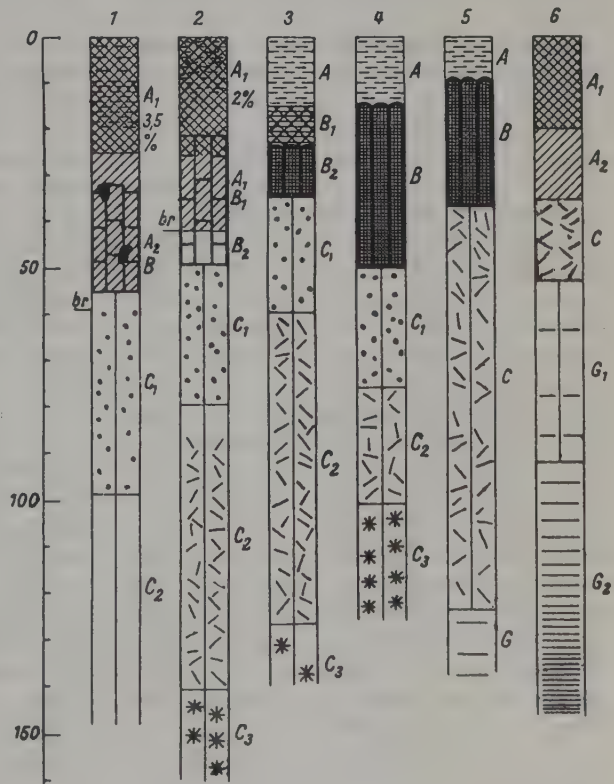
schon vom Wasser durchtränkten Gleyhorizonte (G_1 und G_2).

Wenn durch Hebung der Erdoberfläche oder durch tieferes Einschneiden der Erosionsrinnen der Grundwasserspiegel stark abgesenkt wird, dann wirken auf die Solontschakböden die Niederschläge ein, die Salze werden aus den oberen Horizonten ausgewaschen, die Na-Humuskomplexe gehen in den Solzustand über und es setzt eine Solonzierung ein. Die Humussole und mit ihnen die Sesquioxide (Fe_2O_3 , Al_2O_3) wandern nach unten, um etwas tiefer wieder als B-Horizont ausgefällt zu werden. Dieser Vorgang erinnert stark an die Podsolierung, nur übernimmt hier das austauschfähige Na-Ion die peptisierende Rolle des H-Ions. Während dort die Humussole in saurem Medium entstehen, ist hier die Reaktion infolge von Sodabildung extrem alkalisch (bis über $\text{pH} = 9$).

Es bildet sich dabei ein Solonezboden, der in der weniger ariden ungarischen Pusta als Szikboden bezeichnet wird.

Typische Zeigerpflanzen für denselben sind: *Puccinellia convoluta*, *Camphorosma annua*, *C. monspeliaca*, *Limonium alutacea*, *Artemisia ma-*

Abb. 8: Bodenverbrackung bei zunehmender Aridität in Osteuropa: Typische Bodenprofile von schwach bis stark verbrackten Böden: 1 südliche Schwarzerde (schwach solonziert) mit leichter Verdichtung (A_2B). 2 Dunkle Kastanien-Braunerde mit deutlicher ausgebildetem B-Horizont; unter den Kalkaugen (C_1) bereits Gipsausscheidungen (Röhrchen C_2 und Drusen C_3). Bei 1 und 2 zeigt A_1 Plättchenstruktur, br Aufbrausungshorizont, Zahlen sind Humusprozent. 3 Helle Kastanien-Braunerde (stark solonziert); B-Horizont dunkel, säulenförmig und sehr dicht, A humusarm plattig, sonst wie vorige. 4 Typischer Säulen-Solonezboden: A aschgrau und plattig, B mächtig ausgebildet. 5 Solonezboden durch aufsteigendes Grundwasser verändert, Kalkaugen aufgelöst und Gipsausscheidungen bis 40 cm unter Oberfläche reichend, unten Gley-Horizont (G). 6 Typischer Solontschak bei hohem Grundwasserstand, mit dunklem Humus-Horizont (A_1) und Gipsröhrchen, darunter Gley; an der Oberfläche häufig eine Salzkruste (aus WALTER 1960).



ritima-salina, *Kochia prostrata*, *Linosyris villosa*, *Lepturus pannonicus*, *Gypsophila stepposa*, *Petrosimonia volvox* u. a.

Die Böden sind trocken, und die Vegetation trägt Halbwüstencharakter. Zu einer Humusanreicherung kommt es deshalb nicht.

Das Bodenprofil sieht folgendermaßen aus (Abb. 8, 4):

Der A-Horizont ist völlig ausgebleicht, aschgrau, von plattiger Struktur und besteht aus Quarzsand. Es ist der Eluvialhorizont (A), unter dem ein sehr dichter Illuvialhorizont (B) von dunkler, braun-schwarzer Färbung beginnt. Während der Trockenzeit schrumpft B stark und zeigt dann vertikale Risse, die säulenförmige Absonderungen bedingen. Man spricht deshalb von einem *Säulensolonezboden*. Ist der A-Horizont nur wenige Zentimeter mächtig, so haben wir einen *Krustensolonezboden*, häufig mit *Artemisia pauciflora* bewachsen, vor uns. Der Solonez ist somit im Gegensatz zum strukturlosen Solontschak ein strukturierter Boden. Die Salzanreicherung erfolgt hier im B-Horizont. Infolge der peptisierenden Wirkung des Na quillt er im feuchten Zustand und wird ganz wasserundurchlässig. Der Boden weicht dann völlig auf.

Unter dem B-Horizont beginnt der C-Horizont; er gliedert sich in eine Zone mit Karbonatausscheidungen in Form von Kalkaugen (C₁), in eine Zone mit Gipsröhrchen (C₂) und schließlich in eine Zone mit Gipsdrusen (C₃).

Man darf jedoch nicht denken, daß die Solonezböden in Osteuropa immer nur aus Solontschak hervorgehen. Solonzierte Böden sind meist Steppenböden, die weite Flächen nördlich des Faulen Meeres (Siwasch) einnehmen. Sie standen niemals unter der Einwirkung von salzigem Grundwasser, vielmehr erfolgte hier die Salzzufuhr nach MACHOW von der Oberfläche her durch Ablagerung von salzhaltigem Staub. In den trockenen Sommermonaten sinkt der Wasserstand des Faulen Meeres, weite Flächen trocknen aus und bedecken sich mit weißen Salzkrusten. Dieses Salz wird vom Winde verweht und weiter nördlich auf den Steppenböden als Staub abgelagert. Es ruft mit der Zeit eine Na-Anreicherung im Humushorizont hervor. Dadurch entsteht Soda, es kommt zur Bildung von Humussolen, und die Auslaugung der oberen Horizonte sowie die Ausbildung eines illuvialen B-Horizontes setzt ein.

Man kann den Beginn einer Solonzierung schon bei der Südlichen Schwarzerde erkennen,

z. B. die Ausbildung einer plattigen Struktur im A₁-Horizont und Verdichtung des A₂-Horizonts (Abb. 8, 1). Die südlicher sich erstreckenden dunklen kastanienbraunen Böden sind schon deutlich solonziert. Der Humushorizont enthält hier nur noch 2% Humus, er ist stark plattig strukturiert und in seinem unteren Teil schon verdichtet (A₂B₁) und geht in B₂ über. Die Kalkaugen treten bereits in 50 cm Tiefe auf (C₁) und darunter findet man einen Horizont mit Gipsröhrchen (C₂) und Gipsdrusen (C₃), vgl. Abb. 8, 2. Noch ausgeprägter sind alle diese Eigenschaften beim hellen kastanienbraunen Boden, der direkt zum Solonez überleitet. A ist stark ausgelaugt, und der untere Teil von B weist schon säulenförmige Struktur auf (B₂) (Abb. 8, 3). Die Kalkaugen beginnen in 30 cm, ein Zeichen, daß die Niederschläge hier nur sehr wenig tief in den Boden eindringen. Man sieht somit, wie die Salzwirkung um so mehr zunimmt, je trockener das Klima wird und zugleich je mehr man sich dem Gebiet nähert, von dem der Salzaustaub stammt.

Die Solonezbildung hat in diesen Fällen nichts mit einer Auslaugung von Solontschak zu tun. An der ganz flachen Nordküste des Schwarzen Meeres kann man den umgekehrten Vorgang beobachten – die Umwandlung von Solonez in Solontschak (Abb. 8, 5). Dieses Küstengebiet befindet sich in steter Senkung und versinkt langsam ins Meer. Das Meerwasser reicht heute oft bis an den Fuß der alten Grabhügel (Kurgane), die doch ursprünglich sicher auf den höchsten Erhebungen errichtet wurden. Dadurch kommen die Solonezböden unter den Einfluß von salzigem Grundwasser, was zunächst an der Ausbildung eines Gipschizontes über dem Kalkhorizont zu erkennen ist, bis dann schließlich die ganze Salzverteilung und damit auch das Bodenprofil umgewandelt werden.

Die Entstehung von Solontschakböden kann auch durch den Menschen begünstigt werden. In den Gebieten mit Bewässerungskulturen tritt häufig bei ungenügender Drainage zur Ableitung des überschüssigen Wassers eine Hebung des Grundwassers ein, bis das Kapillarwasser die Bodenoberfläche erreicht. Sofort beginnt ein Ausblühen von Salzen, und der Boden ist, nachdem eine Salzkruste entstanden ist, für den Anbau ohne aufwendige Maßnahmen nicht mehr brauchbar. Große Flächen gehen damit verloren, und es ist durchaus wahrscheinlich, daß die weite Verbreitung von Salzböden in

alten Kulturländern, wie Mesopotamien, gerade auf diesen Umstand zurückzuführen ist.

Solonzierte Böden als Steppenböden sind für Ackerbau im Trockenfarmverfahren (dry farming) geeignet. Doch muß zunächst die hohe Alkalität infolge der Anwesenheit von Soda beseitigt werden. Man erreicht das durch Gipsgaben, wobei aus Na_2CO_3 und CaSO_4 das wenig schädliche Na_2SO_4 und dazu CaCO_3 entstehen. Letzteres trägt sogar zur Verbesserung der Bodenstruktur bei.

Durch erhöhte Einwirkung von Wasser auf einen solonzierten Boden mit adsorbiertem austauschfähigem Na kann eine weitere Degradierung zu einem *Solodboden* erfolgen. Bei der Hydrolyse von Na-Humat bildet sich ein Boden, bei dem das austauschfähige Na des Sorptionskomplexes durch Wasserstoffionen ersetzt wird, d. h. es entsteht ein saurer Humus, der bei Abwesenheit von CaCO_3 eine Auslaugung, wie bei einem Podsolboden, einleitet. Nur ist hier der Grad der Zerstörung noch viel größer. Diese Solodisierung von Alkaliböden kann man im Steppengebiet in den als Pods bezeichneten abflußlosen Senken beobachten, in denen nach Regen das Wasser zusammenfließt und nur langsam versickert. Diese im Gelände kaum merklichen Mulden können eine Größe bis zu 15 000 ha erreichen. Ihre Vegetation trägt in nassen Jahren Sumpfcharakter; in trockenen Jah-

ren ist sie dagegen steppenartig. Die Pflanzendecke wird deshalb dauernd gestört. Weiter im Norden in der Waldsteppenzone, tritt in solchen Senken mit stark ausgelaugten, degradierten Solodböden meist eine Bewaldung ein. Neben Weidengebüsch findet man hier Espenhaine, in anderen Fällen auch Eiche und Silberpappel.

Da wir die Solodisierung als direkte Fortsetzung der Solonzierung betrachten müssen, liegt es nahe, anzunehmen, daß alle diese Solodböden sich ursprünglich aus Salzböden entwickelt hatten, die sich im ariden Klima gerade in solchen Senken bilden. Ist diese Ansicht richtig, dann kann die Solodisierung nur als Folge einer Zunahme der Niederschläge gedeutet werden, d. h. das Klima der Waldsteppe und Steppenzone muß feuchter geworden sein, wofür ja auch die Degradation der Schwarzerden zu grauen Waldböden spricht.

Die Solonez- und Solontschakböden kommen in den Halbwüstengebieten meistens in durch das Mikorelief bedingten, mosaikartigen Komplexen vor, wobei die ersteren die Erhebungen, die letzteren die Senken einnehmen.

Die verschiedene Salzverteilung im Solonez- und Solontschak-Boden zeigt sehr anschaulich folgende Tabelle 3 (nach KELLER aus WALTER 1943, p. 112):

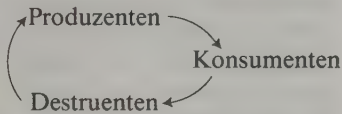
Tab. 3: Vergleich der Salzverteilung beim Solonez- und Solontschak-Boden (nach KELLER, 1926). Wassergehalt und leicht lösliche Salze in Prozenten des absolut trockenen Bodens (Sulfat ist als SO_3 angegeben)

Bodentyp und Vegetation	Solonez-Boden mit <i>Artemisia pauciflora</i> und <i>Camphorosma monspeliaca</i>				Übergangsboden mit <i>Atriplex verrucifera</i>				Solontschak-Boden mit <i>Salicornia europaea</i>			
Tiefe der Probenentnahme in cm	Wassergehalt	Lösliche Salze	Cl	SO_3	Wassergehalt	Lösliche Salze	Cl	SO_3	Wassergehalt	Lösliche Salze	Cl	SO_3
Oberfläche	3,3	0,111	0,005	0,025	2,5	0,054	0,005	0,015	9,1	18,854	3,005	7,982
10	13,9				15,5	0,437	0,052	0,102	23,1	4,580	0,593	2,096
15		0,184	0,040	0,007								
20		0,317	0,128	0,006	18,7	2,612	0,164	1,254	32,1	3,862	0,361	1,609
30	10,3	0,466	0,187	0,030								
40					18,5	1,683	0,273	0,671	35,8	3,059	0,334	1,154
45		1,094	0,260	0,388								
60		0,816	0,214	0,166	21,1	2,009	0,393	0,716	35,3	2,423	0,482	1,018
90		0,496	0,202	0,051								
100	9,0				23,0	1,693	0,403	0,505	31,8	2,398	0,472	1,013

4 Terrestrische Ökosysteme und ihre Besonderheiten

4.1 Die zwei Kreisläufe beim Ökosystem

Die Ökosystemforschung nahm ihren Ausgang von der Limnologie. Zunächst wurden deshalb nur aquatische Ökosysteme untersucht. Der für diese gültige Stoffkreislauf:

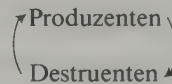


wird meist als allgemeingültig betrachtet. Er darf jedoch nicht ohne weiteres auf die terrestrischen Ökosysteme übertragen werden. Denn bei diesen sind die Verhältnisse komplizierter und man muß zwei parallele Kreisläufe unterscheiden: 1. einen kurzen und 2. einen langen, wobei bei dem ersten, quantitativ wichtigeren die Rolle der Konsumenten relativ gering ist.

Besonders eingehend wurde bisher das terrestrische Ökosystem der Laubwälder der gemäßigten Zone untersucht (DUVIGNEAUD 1971, 1974, SUKATSCHEW und DYLLIS 1964, ELLENBERG 1971, MEDVECKA-KORNAS 1967, GORYSCHINA 1974).

Die Hauptproduzenten sind bei diesem Ökosystem die Laubbäume. Die Primärproduktion besteht aus dem Zuwachs der jährlich neugebildeten Laubmasse, den Jahrestrieben, dem jährlichen Holzzuwachs und den jährlich neugebildeten Wurzeln. Dazu kommen noch die generativen Organe (Blüten, Früchte, Samen). Bestimmt wird im allgemeinen nur der Holzzuwachs und der Abfall, d. h. die jährlich zu Boden fallende Streu aus Blättern, Zweigen, totem Holz und den Blüten sowie Früchten mit Samen und die jährlich anfallende tote Wurzelmasse (soweit man diese bestimmen kann). Totes Holz in größerem Umfange fällt nur im Urwald an. Deshalb wird in bewirtschafteten Laubwäldern der mittlere jährliche Holzzuwachs errechnet. Man muß auch berücksichtigen, daß die Laubmasse größer ist als die Masse der Laubstreu, weil ein Teil des Zellinhalts aus den Blättern vor dem Laubfall in die Achsenorgane abtransportiert und dort gespeichert wird.

Der Abbau des Abfalls bis zur vollständigen Mineralisierung erfolgt im Boden durch die Destruenten (Pilze, Bakterien und Actinomyce-ten). Doch sind auch eine große Anzahl von größeren (Regenwürmer u. a.) und kleinen Wirbellosen (z. B. Milben) der Bodenfauna an der Verarbeitung des Abfalls beteiligt, ihre Rolle als Saprophagen beschränkt sich zwar hauptsächlich auf das Zerkleinern des anfallenden Materials, das dadurch für die Mikroorganismen leichter zugänglich wird, aber es ist wohl richtiger auch die Saprophagen zu den Destruenten zu rechnen, zumal ihre Ausscheidungen besonders leicht mineralisiert werden. Wir haben es hier also mit einem *kurzen Kreislauf* zu tun:



Allerdings gehören zur Bodenfauna auch die Phytophagen und Zoophagen als gewisse Regulatoren der Mikroflora des Bodens.

Parallel dazu verläuft ein *langer Kreislauf* über die Konsumenten mit zahlreichen Nahrungsketten, die mit verschiedenen Herbivoren oder Phytophagen beginnen und mit den Rauborganismen oder Zoophagen enden. Die organische Substanz der Nahrung wird von den Konsumenten z. T. zu CO_2 bei der Atmung abgebaut, z. T. als Harn und Exkremente ausgeschieden, der Rest in tierische organische Substanz, die als *sekundäre Produktion* bezeichnet wird, umgewandelt. Die Ausscheidungen der Tiere werden durch tierische Koprophagen, die Leichen durch Nekrophagen, gleichzeitig aber auch durch Destruenten weiter abgebaut, bis alles vollständig mineralisiert und der Kreislauf geschlossen ist. Die Abb. 9 zeigt diese Verhältnisse zusammen mit dem Energiefluß, der über den langen Kreislauf nur in geringem Ausmaß verläuft.

Die quantitative Erfassung des langen Kreislaufs stößt auf große Schwierigkeiten. Sein Anteil am Gesamtumsatz dürfte bei Steppen- und Savannen-Ökosystemen mit hohem Wildbestand größer, bei Mooren dagegen besonders gering sein, aber quantitativ meist eine relativ unbedeutende Rolle spielen. Groß ist dagegen

seine Bedeutung in qualitativer Hinsicht als *Stabilisator und Regulator des Ökosystems*, worauf insbesondere REMMERT (1978) hinweist.

Die Beziehungen zwischen den Produzenten und den Phytophagen unter den Konsumenten, die sich meistens auf eine oder wenige Pflanzenarten spezialisierten, sind äußerst kompliziert, was folgende Beispiele aus dem großräumigen Vegetationsgebiet Osteuropas zeigen soll (Anonymus 1980).

Die Einwirkung der Tiere und ihre Folgen sind dabei vom ökologischen Standpunkt des Ökosystems ganz anders zu beurteilen, als vom wirtschaftlichen Standpunkt des Menschen.

Als Phytophagen spielen in den Wäldern die Hauptrolle einerseits die Insekten, die in Massen auftreten können, sowie andererseits die Säugetiere und unter diesen insbesondere die großen Huftiere sowie die kleineren Nagetiere. Meist versucht man ihre Rolle durch Bestimmung der Phytomasse, die von den Tieren gefressen wird, festzuhalten, wobei dem Vernichten der Sproßspitzen sowie der produktiven Blattmasse die größte Bedeutung beigemessen wird. Richtiger ist es jedoch, alle Vorgänge zu berücksichtigen, die sich im Ökosystem bemerkbar machen und die eine anfängliche Störung wieder aufheben können. Folgende Beispiele sollen das zeigen. Das erste betrifft die mehrschichtigen Eichenmischwälder in der Waldsteppenzone Osteuropas (JERUSALIMOV

1980). Die Eichen dominieren in diesen Wäldern. Wenn sie durch den Eichenblattwickler (*Tortrix viridana*) entblättert werden, steigt die Lichtintensität unter den Baumkronen von 24 % des Tageslichts auf 52 % an. Die günstige Beleuchtung für die untere Baumschicht hält über einen Monat an und ermöglicht ihr eine größere Holzproduktion. Der jährliche Holzzuwachs des gesamten Baumbestandes wurde durch Jahressringmessungen in den 7 Jahren vor dem Insektenbefall (I) und in den 4 Jahren mit Befall (II) für die einzelnen Baumarten bestimmt. Folgende Tabelle zeigt die Ergebnisse.

Tab. 4: Mittlere Jahresringfläche in cm² des unbeschädigten (I) und des von *Tortrix* befallenen (II) Eichenbestandes

Baumart	Mittlere Jahresringfläche (cm ²)		Diff. %
	unbeschädigt I	befallen II	
<i>Quercus robur</i>	1348 ± 43	1101 ± 23	- 82
<i>Fraxinus excelsior</i>	421 ± 12	658 ± 18	+ 56
<i>Tilia cordata</i>	259 ± 26	325 ± 32	+ 29
<i>Acer platanoides</i>	276 ± 25	444 ± 22	+ 60
<i>Acer campestre</i>	143 ± 15	224 ± 25	+ 54
<i>Ulmus scabra</i>	53 ± 6	82 ± 8	+ 52
<i>Corylus avellana</i>	280 ± 35	287 ± 35	+ 3
Gesamtbestand	2780 ± 57	3066 ± 31	+ 10

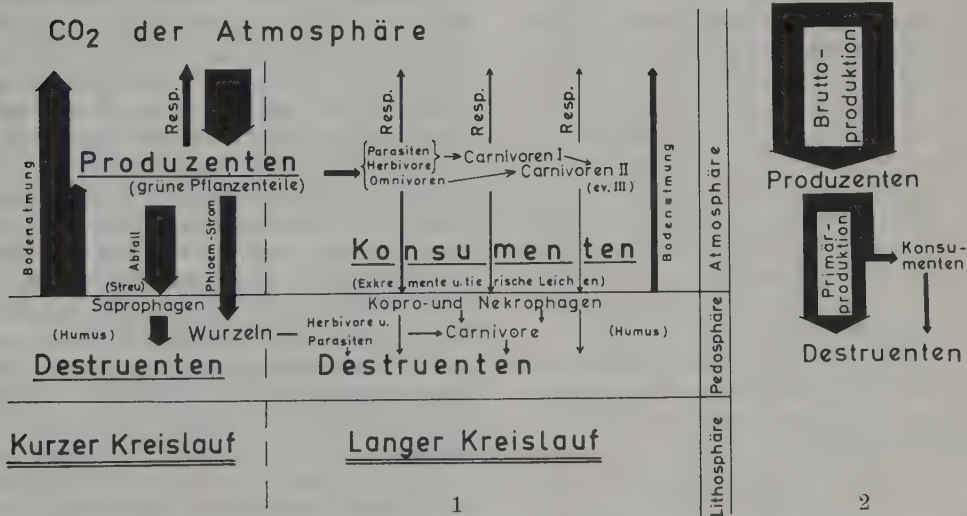


Abb. 9: Schema zur Darstellung des kurzen und langen Kreislaufs in einem Laubwald-Biogeozön. Links (1) = Stoffkreislauf, rechts (2) = Energiefluß (ungefähre quantitative Verhältnisse durch die Dicke der Pfeile angedeutet). Aus WALTER 1976.

Daraus folgt, daß der geringere Holzzuwachs der Eiche, durch einen größeren der übrigen Holzarten überkompensiert wird. Selbst wenn man nur die obere Baumschicht betrachtet, zu der außer *Quercus* noch *Fraxinus* und *Tilia* gehören, so wird der Verlust bei der Eiche völlig ausgeglichen (+ 3%). Allerdings gilt das nur für Bestände, in denen die Eiche etwa 70% des Baumbestandes ausmacht. Bei einem geringeren Anteil, ändern sich die Lichtverhältnisse kaum, bei einem größeren tritt kein völliger Ausgleich ein. Es besteht also ein deutlicher Unterschied zwischen natürlichen Mischbeständen und forstlichen Reinbeständen. Besonders gefördert wird in den befallenen Beständen die Krautschicht. Die sonst sterilen *Aegopodium podagraria* und *Carex pilosa* können blühen, ihre Trockengewichtsphytomasse erhöht sich nach zwei Jahren auf über das Dreifache und der Deckungsgrad vergrößert sich von 14% auf 70%. Die zu Boden fallenden Exkremente der Raupen zersetzen sich rasch, so daß auch ein Düngungseffekt anzunehmen ist.

Aber selbst in Kiefernreinbeständen kann beim Befall mit *Dendrolimus pini* eine zeitliche Kompensation eintreten. Der starke Nadelverlust führt im zweiten Jahr des Befalls zur Verringerung des Holzzuwachses auf 76% und im dritten sogar auf 56%, aber im vierten erhöht sich dieser auf 150% und im fünften auf 194%, so daß insgesamt sogar eine geringe Förderung errechnet werden konnte. Diese beruht darauf, daß vor allem die unterdrückten Bäume durch die geringere Konkurrenz von Seiten der stärker befallenen starken Stämme ein besseres Wachstum aufwiesen. Auch wurden in den befallenen Beständen die unteren, stark beschatteten und nicht produktiven Astquirle früher abgeworfen. Eine andere Art der Kompensation wurde in Birkenbeständen beobachtet, bei denen nur Teile der Blattspreite verloren gingen. Zwar wurde in diesem Fall die Gesamtfläche der Blätter verringert, aber die verbliebene Blattfläche erhöhte die Photosyntheseintensität, so daß die Produktion fast unverändert blieb.

Auch die Beurteilung der Schädigung von Waldbeständen durch große Weidetiere – in Osteuropa sind das die Elche – ist ein sehr komplexes Problem.

Unter natürlichen Verhältnissen ist die Dichte des Wildes stets so gering, daß der Verbrauch an Phytomasse keine Rolle spielt. Als normale Dichte werden 3–5 Tiere auf 1000 ha angenommen. Aber solche Zahlen besagen wenig, weil

das Wild nicht gleichmäßig verteilt ist, sondern sich auf bestimmten Flächen konzentriert, auf denen geeignetes Futter vorhanden ist – das sind die Lichtungen. Schäden treten meist erst durch die forstliche Nutzung ein, durch die das ökologische Gleichgewicht gestört wird. Denn die Folge derselben ist eine starke Vergrößerung der Schlagflächen und solcher mit Jungwuchs, auf denen die besonders vom Wild beliebten Weiden und Espen wachsen. Als Folge der günstigen Ernährungsverhältnisse nimmt die Zahl des Wildes rasch zu. Das wiederum macht es notwendig, die Verjüngungsflächen durch Einzäunung vor dem Wildverbiß zu schützen (KUZNETSOV 1980).

Von größerer Bedeutung sind unter den Säugtieren die kleinen Nager, die unter der Erdoberfläche ihren Bau haben, aber im Sommer sich meist von Kräutern und im Winter von gespeicherten Nußfrüchten oder Samen ernähren. Diese werden ausführlicher bei der Besprechung des Ökosystems «Wald an der Worskla» behandelt (Seite 66).

Unter den Insekten sei noch die besondere Gruppe der Xylophagen genannt, die sich in noch lebenden Baumstämmen von den Bast- oder Holzteilen ernähren.

Vollständig gesunde Bäume können diese Insekten nicht befallen, sondern nur bereits geschwächte. Gesunde Bäume werden nur von Insekten befallen, die leicht regenerierbare Teile des Baumes fressen, vor allem Blätter, oder von gallenerzeugenden Insekten. Wenn Insekten auch die Stämme gesunder Bäume befallen könnten, so wäre der Schaden irreparabel und die Baumart müßte rasch aussterben. Solche Fälle sind nur bekannt, wenn ein Schädling oder Parasit aus fernen Gebieten eingeschleppt wird, gegen den die Baumart nicht resistent ist. Als Beispiel sei genannt der Pilz *Endothia parasitica*, der von Japan nach Nordamerika eingeschleppt wurde und die dortigen *Castanea*-Arten vernichtete. Ein anderes Beispiel ist das Ulmensterben, in Europa hervorgerufen durch den Pyrenomyceten *Ceratostomella ulmi*.

Die einheimischen Xylophagen dagegen befallen Bäume, die z. B. durch eine Dürreperiode oder durch Beschattung geschwächt sind oder bei einem Waldbrand geschädigt wurden, bzw. altersschwach sind. Dabei lösen sich eine Reihe von Xylophagen-Arten ab, bis schließlich saprophage Arten die Zersetzung des toten Holzes fortsetzen (LINDEMANN 1980).

Eine viel größere Rolle spielen die Phytopha-

gen in den offenen Graslandschaften (Savannen, Steppen) oder in den Halbwüsten. Es sind vor allem Huftiere, aber auch die sehr zahlreichen Nager (ABATUROV 1980).

Als maximaler Grenzwert für die Entnahme an Primärproduktion durch Phytophagen wird für die Savannen Afrikas 60 % angegeben. Dieser hohe Wert ist nur dadurch möglich, daß diese Vegetationstypen die Fähigkeit besitzen, große Verluste an oberirdischen Pflanzenteilen rasch durch vegetatives Wachstum zu kompensieren. Diese Eigenschaft ist besonders ausgeprägt bei den Gräsern. Man muß dabei berücksichtigen, daß die Verluste der Primärproduktion nicht nur durch die gefressenen Mengen entstehen, sondern auch durch abgerissene Fraßrückstände oder durch den Tritt des Großwildes, bzw. weidenden Viehs. Bei dem Nager *Citellus pygmaeus* sollen die Fraßrückstände etwa 50–60 % der abgebrochenen Pflanzenteile betragen. In der Kaspischen Halbwüste wurden von diesem Nager bis 70 Tiere pro Hektar festgestellt und die Verluste, die er erzeugt, auf 20 % der Pflanzenproduktion geschätzt.

Das Interessanteste an den Ergebnissen dieser Untersuchungen war jedoch, daß durch die Tätigkeit der Herbivoren (Huftiere und Nager) die Primärproduktion des Ökosystems *nicht leidet, sondern im Gegenteil erhöht wird*. Es wird sogar von Evolutionsbiologen eine Koevolution, ein «gegenseitiges Aufschaukeln» bei der Entstehung von Grasvegetation und Weidetieren angenommen. Um genaue quantitative Ergebnisse zu erhalten, wurde die Beweidung durch wiederholtes entsprechendes Abschneiden der Pflanzenteile simuliert. Dabei ergab sich, daß durch mehrmaliges Entfernen von 70 % der Pflanzenmasse die Regenerationsvorgänge so angeregt wurden, daß *die gesamte Primärproduktion um 40–74 % zunahm*. Die Vegetation ist somit an die Beweidung angepaßt, aber nur bei einer Beweidung, wie sie unter natürlichen Verhältnissen stattfindet, bleibt das Ökosystem im optimalen Gleichgewicht. Unter «Naturschutz» stehende Flächen ohne Beweidung degenerieren infolge einer zu starken Ansammlung von totem Pflanzenmaterial. Andererseits bricht das Ökosystem aber auch zusammen, wenn der Mensch die Flächen als Viehweiden nutzt und sie überweidet, was leider nur zu oft stattfindet. Nur eine rationelle Umnutzbeweidung könnte das verhindern. Geschützte Steppenreservate, die nicht beweidet werden, muß man alle drei Jahre mähen und das Heu entfernen.

Die angeführten Beispiele sollten zeigen, welche komplizierte Beziehungen zwischen den Produzenten und den phytophagen Konsumenten bestehen. Zu erwähnen wären außerdem noch solche Beziehungen wie die Bestäubung der Blüten durch tierische Organismen, sowie die Ausbreitung der Früchte und Samen durch Tiere bei epizoochoren, endozoochoren oder synzoochoren Pflanzenarten, wobei auch den Vögeln eine besonders wichtige Rolle zukommt. Das Gleichgewicht zwischen Produzenten und Konsumenten wird durch viele Regelkreise mit Rückkopplung aufrecht erhalten, wobei noch weitere zwischen den Phytophagen und den zoophagen Raubtieren hinzukommen.

Eine besondere Stellung nehmen die Termiten und Blattschneiderameisen (*Atta*) ein. Sie sammeln zwar tote und lebende Pflanzenteile, ernähren sich jedoch nicht von diesen, sondern von den in ihren Nestern kultivierten Pilzen, die zu den Destruenten gehören.

Wir verweisen auf weitere zoologische Untersuchungen, die aber meist mehr isoliert durchgeführt wurden und nicht im Zusammenhang mit der Ökosystemforschung.

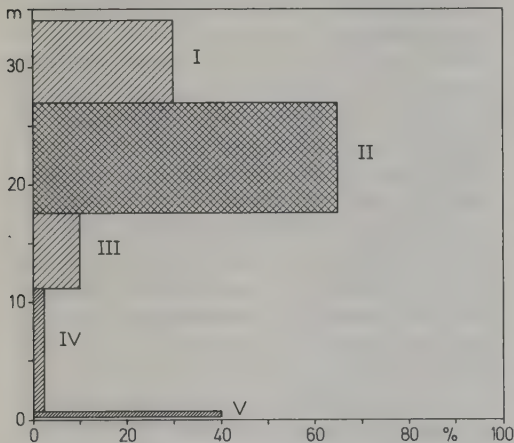
Die reiche Bodenfauna, ebenfalls mit verschiedenen Nahrungsketten, fördert den Abbau des Abfalls und die Bildung von Mull-Humusschichten, während es bei den eine sehr arme Fauna aufweisenden sauren Böden, Rohhumus- und Moorböden, leicht zu einer Anreicherung von organischen Stoffen infolge einer Hemmung der Mineralisierung kommt.

Alle in Mitteleuropa untersuchten Laubwaldökosysteme sind seit Jahrhunderten forstlich genutzte Bestände, denen das produzierte Holz entzogen wurde, so daß kein totes Holz am Boden liegen bleibt, dort langsam zersetzt wird und ein wichtiges Keimbett für bestimmte Baumarten bildet. Diese forstlich genutzten Bestände sind homogener und ihrer Struktur nach anders aufgebaut als Urwälder. Die Zusammensetzung der Baumschicht wird durch den Förster bestimmt.

Die einzige Ausnahme in dieser Beziehung bildet der in Osteuropa untersuchte, fast urwaldartige Laubwaldbestand im Grenzgebiet der Laubwaldzone zur Steppe an der Worskla, einem linken Nebenfluß des mittleren Dnjepr, weit außerhalb des Buchenareals.

4.2 Beispiel eines Laubwaldökosystems

Wir wollen dem obengenannten urwaldartigen Laubwaldbestand, der am rechten Ufer der Worskla, 80 m über dem Fluß in 200 m NN (Koordinaten 50° 38' N und 35° 58' E), eine Fläche von 1000 ha bedeckt und zur Leningrader Forstlichen Versuchsstation gehört, besonders eingehend besprechen. Denn er wurde von einer Gruppe der Leningrader Universität unter der Leitung von T. K. GORYSCHINA (1969, 1972 a b, 1974) in den Jahren 1969–1971 (Bodenuntersuchungen bereits ab 1958) sehr genau untersucht. Das gilt insbesondere für den Wasserhaushalt des gesamten Ökosystems, die Phänologie und Stoffproduktion der wichtigsten Arten der Krautschicht, die meistens weniger



a) Großklima

Die mittleren klimatischen Verhältnisse gehen aus dem Klimadiagramm (Abb. 11) hervor. Die Trockenzeit im Spätherbst ist erkennbar; eine Dürrezeit kann in einzelnen Jahren auftreten, wie 1970 mit einem abnormen Sommerminimum des Niederschlages (Abb. 12, Seite 45).

Ausgesprochene Dürrejahre kommen in diesem Gebiet der Waldsteppen im Mittel etwa alle 6 Jahre vor (1901, 1903, 1906, 1920, 1921, 1924, 1931, 1939, 1946, 1952, 1962).

b) Bodenverhältnisse

Die Böden unter dem Walde gehören zum zonalen Bodentypus der dunkelgrauen leichtpodso-

beachtet wird, die Streuzersetzung und die Rolle der Nagetiere. Zudem sind die Veröffentlichungen in russischer Sprache den meisten westlichen Ökologen nicht zugänglich.

Das Ökosystem des Waldes an der Worskla

Als Versuchsfläche dienten innerhalb des großen Waldkomplexes 160 ha eines geschützten 300-jährigen Eichenmischwalds mit z. T. 400-jährigen Bäumen, in dem nur einmal vor längerer Zeit die Eschen als «Forstunkraut» herausgeschlagen wurden. Sonst trägt der Wald Urwaldcharakter mit toten Stämmen am Boden und hat fast keinen Phytomassezuwachs – ein Zeichen, daß das ökologische Gleichgewicht der zonalen Wälder erreicht ist.

Für die eigentlichen Messungen diente eine möglichst homogene Fläche von 9,6 ha. Das ganze Programm wurde mit einem relativ geringen apparativen Aufwand durchgeführt. Die Struktur des Bestandes geht aus der Abb. 10 hervor. Wir bringen die folgenden Angaben über die abiotischen Faktoren und den Bestand z. T. in Stichworten:

Abb. 10: Waldschichten-Diagramm des Tilieto-Quercetum aegopodiosum (300jähriger Bestand im Wald an der Worskla): I obere Baumschicht aus ältesten Eichen (*Quercus robur*) II mittlere Baumschicht aus *Tilia cordata* (bis 200jährig), *Acer platanoides* und *Ulmus scabra* (*montana*), III untere Baumschicht aus vorwiegend *Acer* mit *Ulmus* und *Quercus*, IV Strauchschicht mit Baumjungwuchs schwach ausgebildet und V Krautschicht. Moosschicht am Boden nicht vorhanden. Abszisse: Horizontalprojektion der einzelnen Schichten in % der Gesamtfläche, Ordinate: Höhe in Metern (aus WALTER 1976).

lierten bis grauen mittelpodsoliierten Waldböden. Der Humusgehalt der oberen 0–10 cm schwankt zwischen 3,8–8,1 %, wobei der Gesamthumusgehalt der oberen 50 cm 88–155 t.ha⁻¹ beträgt. Das Verhältnis der Huminsäuren zu den Fulvosäuren liegt um 1. Der Untergrund besteht aus tiefgründigen lößartigen Anlehen. Die Hauptmasse der Wurzeln befindet sich in einer Tiefe bis 20 cm; darunter nimmt die Wurzelmasse rasch ab. Eine gewisse Bedeutung für das Wurzelprofil hat die Wühlarbeit der sehr zahlreichen Nagetiere.

Nur nach einem sehr schneereichen Winter wird der Boden im Frühjahr bis zu 3 m tief durchfeuchtet, aber im dritten Meter bleibt der Bodenwassergehalt weit unter der Feldkapazität, so daß ein Versickern in größere Tiefen nicht erfolgt. Selbst in feuchten Ausnahmejah-

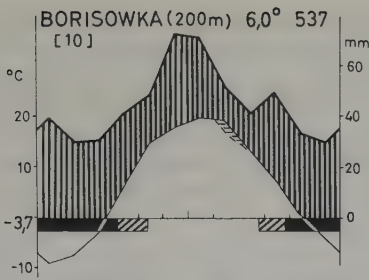


Abb. 11: Klimadiagramm von Borisowka (nächste meteorologische Station zum «Wald an der Worskla»). Abs. max. = 40°, mittl. Temperatur um 13 Uhr im Juli = 25°. Abweichende Darstellung: Schwarz (unter O-Linie) = Periode mit Tagesmitteln < 5°, schräg schraffiert < 10°. Typisch für Waldsteppe ist das Fehlen einer Dürrezeit, doch kommt eine Trockenzeit im August–September vor (aus WALTER 1976).

ren ist das Wasser in 2–3 m Tiefe nur mit 10% am gesamten Wasserumsatz des Ökosystems beteiligt.

Bei der Beurteilung der Wasserverhältnisse im Boden wurde von folgenden Konstanten ausgegangen:

- Minimale Wasserkapazität = Feldkapazität (FK)
- Maximale Hygroskopizität (MH)

Als obere Grenze der *ausnutzbaren Wassermenge* (AW) wurde in diesem Boden ohne Stau-nässe und ohne Versickerung zum Grundwasser die Feldkapazität (FK) angenommen, als untere Grenze der Welkepunkt (WP), der gleich 1,5 MH gesetzt wurde. Somit war FK–WP = 100% AW. Dabei wurde unterschieden zwischen:

1. *leicht aufnehmbarem Wasser* bei einem Wassergehalt von 100% bis 50% AW. Das entsprach bei den vorliegenden lößartigen Böden ohne deutliche Makrostruktur dem funikulären Zustand des Wassers (leicht bewegliches Kapillarwasser).

2. *schwer aufnehmbarem Wasser* bei einem Wassergehalt von 50% bis 15% AW, dem penulären Zustand des Wassers entsprechend, bei dem die mit Wasser gefüllten Kapillaren nicht mehr alle miteinander in Verbindung stehen, so daß bei 15% AW praktisch kein kapillarer Zufluß zur wasseraufnehmenden Wurzel erfolgt. 15% AW sind im Spätsommer im Boden häufig zu beobachten, was ein Welken der Kräuter und einen Teilabwurf der Blätter von den Bäumen zur Folge hat. Es ist der Welkepunkt der hygromorphen Kräuter, der in den oberen humosen 0–5 cm des Bodens 2,3 MH, tiefer 2,0 MH und unter 30 cm 1,7 MH entspricht.

3. *kaum aufnehmbarem Wasser* bei einem Wassergehalt unter 15% AW. Ein Absinken des Wassergehalts bis zum Welkepunkt (1,5 MH = 0% AW) wurde nur im extremen Trockenjahr 1961/62 beobachtet, was darauf hinweist, daß bei lang anhaltender Dürre die Wurzeln der Holzarten alles ausnutzbare Wasser aufzunehmen vermögen. In normalen Jahren geht die Austrocknung des Bodens nicht so weit, nur ganz lokal wird in einer Tiefe von 10–30 cm dieser Wert erreicht.

Die Tab. 5 gibt den Wassergehalt des Bodens bei 100%, 50%, 15% und 0% AW in % des Bodentrockengewichts und in mm wieder.

Die Wasserversorgung des Eichenwaldes in der Waldsteppe, d.h. an der Grenze zwischen dem semihumiden und semiariden Klimagebiet

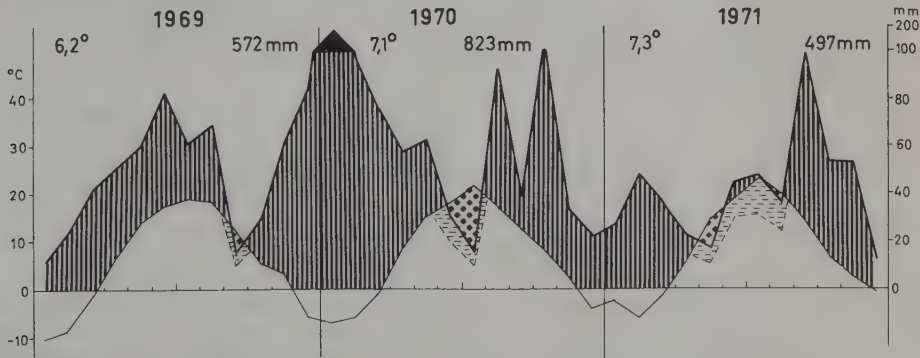


Abb. 12: Klimatogramm von Borisowka für die Jahre 1969–1971. Es zeigt, daß kurze Dürreperioden in einzelnen Jahren auftreten, aber zu verschiedenen Jahreszeiten (fehlen deshalb auf Abb. 11). Der Winter 1968/69 war kalt und schneearm, der nächste wärmer und sehr schneereich (aus WALTER 1976).

Tab. 5: Gehalt des Bodens an in verschiedenem Grade aufnehmbarem Wasser (AW) in verschiedener Tiefe

Tiefe in cm	100% AW Feldkapazität	50% AW nur schwer aufnehm.	15% AW nur kaum aufnehm.	0% AW nur nicht aufnehm.
in % des Bodentrockengewichtes				
0– 5	44,7	27,4	15,1	9,9
5– 10	35,7	22,2	12,7	8,6
10– 20	25,4	16,4	10,2	7,5
20– 30	21,9	15,2	10,5	8,5
30– 40	21,2	15,6	11,6	9,9
40– 50	22,1	16,5	12,6	10,9
50– 60	22,8	17,4	13,6	12,0
60– 70	23,0	17,5	13,6	12,0
70– 80	23,2	17,6	13,7	12,0
80– 90	23,7	18,1	14,2	12,5
90–100	23,4	18,0	14,1	12,5
100–150	23,3	17,6	13,7	12,0
150–200	22,5	17,2	13,6	12,0
Umgerechnet in Millimeter				
0– 20	74	46	27	18
20– 50	91	66	49	41
50–100	177	135	106	93
100–150	171	131	102	90
150–200	169	130	102	90
0–200	682	508	386	332

hängt ganz von der Wassermenge ab, die der Boden vor allem im Frühjahr bei der Schneeschmelze speichert, die Dürre macht sich am stärksten im August bemerkbar, wenn der Boden den geringsten Wassergehalt aufweist.

Wichtig sind somit die Herbst- sowie Winterniederschläge und die Tauperiode im Frühjahr,

deshalb rechnet man das Niederschlagsjahr vom 1. Juli bis zum 30. Juni.

Die jahreszeitliche Veränderung des Bodenwassergehalts zeigen die Chronoisoplethen auf Abb. 13 und zwar für ein Jahr mit normalen Niederschlägen (1958/59), für ein anderes mit hohen gleichmäßig verteilten Niederschlägen

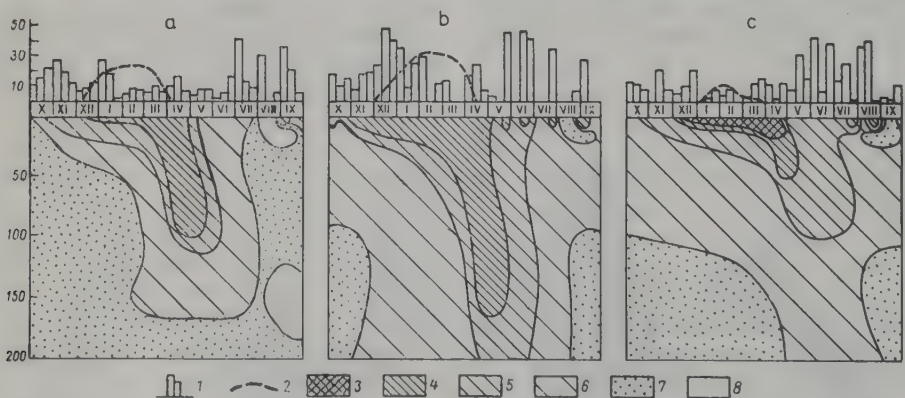


Abb. 13: Chronoisoplethen des Wassergehalts vom Waldboden: a hydrologisches Jahr 1958/59 mit Niederschlägen (oben), die fast den normalen entsprechen; b 1966/67 in einem nassen Jahr mit gleichmäßiger Verteilung der Niederschläge; c 1968/69 in einem nassen Jahr, aber mit schneefreiem Winter und einem Sommermaximum der Niederschläge. 1 Niederschläge (mm) in Dekaden, 2 Höhe der Schneedecke (in cm). Bodendurchfeuchtung: 3 über Feldkapazität, 4 = Feldkapazität, 5 = 100–50% an aufnehmbarem Wasser, 6 = 50–15%, 7 = 15–0% (Welkepunkt), 8 = kein aufnehmbares Wasser (aus GORYSCHINA 1974). Alle folgenden Abbildungen einschließlich Abb. 33 ebenfalls nach GORYSCHINA 1974.

(1966/67) und ein drittes mit hohen Regenfällen im Spätsommer und schneearmem Winter (1968/69).

Wie man sieht, enthält der Boden im normalen Jahr 1958/59 im Herbst nur kaum oder nicht aufnehmbares Wasser. Ab Oktober steigt der Wassergehalt langsam an. Im Winter erhalten die obersten Schichten etwas Wasser durch Abtauen der untersten Schneeschichten, weil ihnen vom Boden her Wärme zugeführt wird. Aber erst nach Einsetzen des Tauwetters im Frühjahr wird der Boden bis Ende April tief durchfeuchtet; doch beginnt bald in den obersten Bodenschichten eine langsame Austrocknung, die im Sommer beschleunigt fortschreitet.

In dem besonders regenreichen Jahr 1966/67 ist der Verlauf ähnlich, nur reicht die Durchfeuchtung des Bodens bis über 2 m tief hinab und der Wassergehalt ist selbst im Herbst höher.

Sehr ungünstig waren die Verhältnisse 1968/69. Der Winter war schneearm und der Boden im Walde im Februar bis zu einer Tiefe von 50 cm gefroren. Im April tauten zwar die oberen 20 cm auf, aber darunter war der Boden bis zu einer Tiefe von 70–90 cm noch gefroren. Die Folge war, daß die oberen Bodenschichten über die Feldkapazität vernäßt wurden, die tieferen jedoch relativ trocken blieben. Im Sommer setzten hohe Regenfälle ein, wodurch ein starkes Austrocknen des Bodens im Herbst unterblieb, was ein Ausnahmefall ist.

Über die jahreszeitliche Änderung des Wassergehalts der einzelnen Bodenschichten gibt die Abb. 14 Auskunft. Der größte Wasservorrat in den oberen 2 Metern wird Ende April mit 660 mm erreicht, der geringste meist im August mit unter 400 mm (davon 332 mm nicht und 56 schwer aufnehmbar). Im September nimmt er in

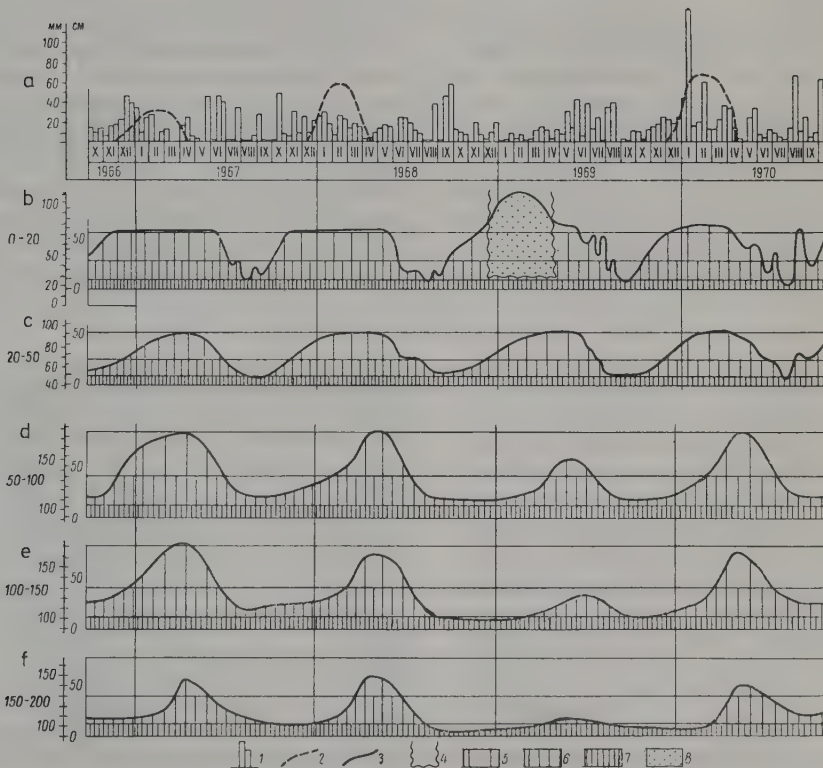


Abb. 14: Wasservorrat im Waldboden. a = Niederschläge in Dekaden (mm) und Schneedecke (cm). b–f = Wasservorrat in den einzelnen Bodenschichten: 0–20 cm (b), 20–50 cm (c), 50–100 cm (d), 100–150 cm (e), und 150–200 cm (f), in mm (links an der Skala der gesamte Wassergehalt, rechts davon die Menge des aufnehmbaren Wassers. 1 Niederschläge, 2 Schneedecke, 3 Wasservorrat, 4 Boden gefroren, 5 = > 50% AW, 6 = 50–15% AW, 7 = 15–0% AW, 8 Wasser als Eis, AW = Aufnehmbares Wasser (aus GORYSCHINA 1974).

den oberen Schichten wieder zu, in den unteren dagegen bis zum Ende der Vegetationszeit weiterhin ab.

Die stärksten Wassergehaltsschwankungen machen sich natürlich in den oberen 20 cm bemerkbar; unter 20 cm sind sie geringer mit einem Minimum im Sommer und einem Maximum im Vorfrühling in einer Tiefe von 20–50 cm, bzw. im Frühjahr in den tieferen Schichten.

Das leicht aufnehmbare Wasser blieb in den oberen 20 cm 1967 bis Ende Juni, 1968 und 1970 bis zum Anfang der zweiten Junidekade, 1969 sogar bis Ende Juli erhalten. Doch ist in jedem Jahr in dieser Schicht mindestens 10–20 Tage im Spätsommer oder Herbst nur noch schweraufnehmbares Wasser vorhanden.

Der Restwassergehalt mit gerade noch aufnehmbarem Wasser im Boden war 1959–1964 mit normaler Niederschlagshöhe im Mittel 38 mm, in den feuchteren Jahren 1966–1971 dagegen 76 mm.

Da im Waldsteppengebiet im ebenen bewaldeten Gelände kein Oberflächenabfluß stattfindet und praktisch kein Senkwasser dem sehr tiefliegenden Grundwasser zugeführt wird, so entspricht die mittlere Niederschlagshöhe der mittleren Evapotranspiration während der Vegetationszeit, denn diese ist in den Wintermonaten sehr gering. Die Schwankungen der Niederschlagshöhe werden durch den Boden im wesentlichen abgepuffert, indem in niederschlags-

reichen Jahren der Wasservorrat im Boden etwas ansteigt, während in trockenen Jahren dieser Überschuß wieder aufgebraucht wird. Der Wasserverbrauch ist am höchsten im Frühsommer und erreicht pro Tag etwa 6 mm, im Spätsommer dagegen nur 2–1 mm, weil die Pflanzen infolge der Dürre die Transpiration einschränken.

Der maximale Wassergehalt der Streuschicht entspricht 1 mm, doch wird die Streu in diesen Wäldern nicht durchwurzelt, denn sie trocknet häufig immer wieder aus, unabhängig von dem Wassergehalt der obersten Bodenschicht (Abb. 15). Als lockere Auflage, die keine kapillare Verbindung zum Boden besitzt, verhindert die Streu die Verdunstung von der Bodenoberfläche. Da der Wassergehalt in der Streu nicht unter MH absinkt, bleibt die Luft in der Streu wasserdampfgesättigt, so daß die poikilohydrischen Mikroorganismen die ganze Zeit aktiv sind.

Diese Untersuchungen zeigen, daß der Eichenmischwald an der Nordgrenze der Waldsteppe das gesamte Niederschlagswasser auf den Eu-Klimatopfen verbraucht, sich somit an seiner Existenzgrenze befindet. An Südhängen mit einem oberirdischen Abfluß und einer höheren Evaporation muß er schon der Steppenvegetation weichen. Weiter südlich bei abnehmenden Niederschlägen und steigender Evaporation trifft man die Waldvegetation nur an Nordhängen oder auf Biotopen mit zusätzlichem Wasserzufluß oder Grundwasser (Gale-

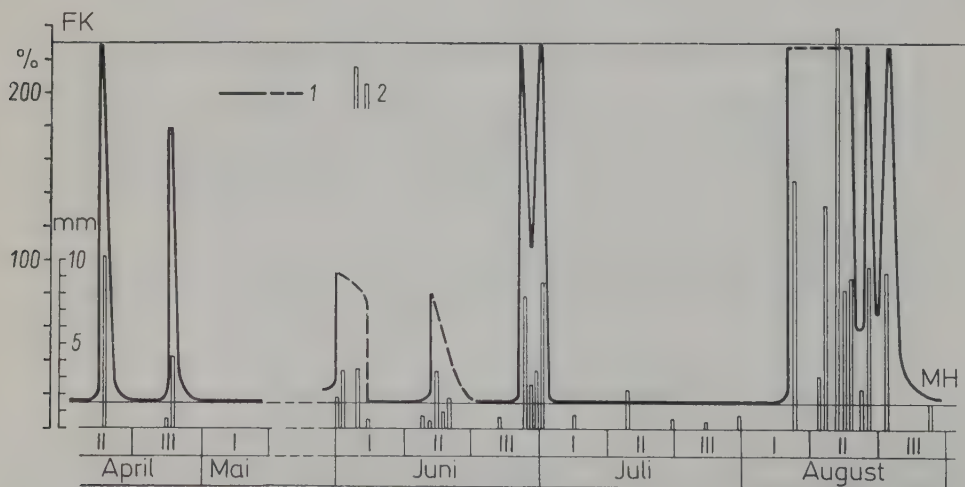


Abb. 15: Schwankungen des Wassergehalts in der Streuschicht. 1 Wasser in % des Trockengewichts, 2 Niederschläge an einzelnen Tagen, FK = Feldkapazität der Streuschicht, MH = Maximale Hygroskopizität (aus GORYSCHINA 1974).

riewälder) an, also nur extrazonal, bis er ganz verschwindet.

c) Aufbau und Zusammensetzung der Waldgesellschaft

Es handelt sich bei diesem Wald um ein *Tilieto-Quercetum aegopodiosum* mit 3 Baumschichten, einer kaum ausgebildeten Strauchschicht und relativ gut ausgebildeter Krautschicht (Abb. 10).

Die Baumschicht setzt sich folgendermaßen zusammen (BHD = Brusthöhendurchmesser)

Baumschicht I: Höhe 31–33 m, BHD = 100–105 cm, nur Eichen (*Quercus robur*) über 230 Jahre alt. 5 Eichen auf der 1 ha-Probefläche sind etwa 300 Jahre alt (BHD = 140–160 cm).

Baumschicht II: Höhe 25–27 m, BHD = 50–60 cm mit vorherrschenden Linden (*Tilia cordata*), die 160–200 Jahre alt sind; dazu 90–120-jährige Eichen (Höhe 24–25 m, BHD = 30–40 cm)

sowie *Acer platanoides* und *Ulmus montana* (Höhe 21–23 cm, BHD = 30–40 cm)

Baumschicht III: Höhe 15–17 m, BHD = 11–16 cm mit vorherrschenden *Acer* und *Ulmus*; dazu unbedeutende Beimischung von Eiche (Höhe 12–15 m, BHD = 15 cm) sowie Linde (vgl. auch Tab. 6–7).

Tab. 6: Mittlere Deckungsfläche eines Baumes und die Gesamtdeckung der einzelnen Baumarten auf der 1 ha großen Probefläche

Baumart	Mittel für einen Baum	Gesamtdeckung
<i>Quercus robur</i>	103,2 m ²	2937 m ² = 32 %
<i>Tilia cordata</i>	32,2 m ²	1986 m ² = 22 %
<i>Ulmus montana</i>	22,1 m ²	1412 m ² = 15 %
<i>Acer platanoides</i>	19,6 m ²	2826 m ² = 31 %
Insgesamt		9160 m ² = 100 %

Tab. 7: Baumjungwuchs (Zahl der Exemplare pro Hektar)

Baumarten	Höhenklassen in m				Summe	%
	bis 1 m	1–3 m	4–5 m	6–9 m		
<i>Acer platanoides</i>	1104	2175	888	685	4852	68
<i>Ulmus montana</i>	254	418	91	77	840	12
<i>Tilia cordata</i>	64	240	31	14	349	5
<i>Quercus robur</i>	968	91	14	2	1075	15
<i>Malus sylvestris</i>	2	5	13	10	30	< 1
<i>Acer campestre</i>	4	7	3	3	17	< 1
Insgesamt	2396	2936	1040	791	7163	100

Strauchschicht (Höhe 0,2–3 m) ist wenig ausgebildet; gezählt wurden auf einem Hektar 177 Exemplare von *Euonymus europaea*, 90 von *E. verrucosa* und 14 von *Crataegus*.

Krautschicht: 5–45 cm hoch, aus mehreren Synusien (Menge nach Steiliger Skala und +) 1. Frühlingsgeophyten oder Ephemeroiden (April):

2 *Scilla sibirica*, 1 *Corydalis halleri*, 1 *Anemone ranunculoides*, 1 *Gagea lutea*, 1 *Ficaria verna*; seltener *Adoxa moschatellina*, *Gagea minima* und *Dentaria bulbifera*.

2. Sommerarten (Juli):

3 *Aegopodium podagraria*, 1 *Galium (Asperula) odorata*, 1 *Carex pilosa*, 1 *Stellaria holostea*, 1 *Glechoma hirsuta*, 1 *Pulmonaria obscura*, 1 *Polygonatum multiflorum*, 1 *Geum urbanum*, 1 *Viola suavis*, 1 *Asarum europaeum*;

dazu mit + : *Viola mirabilis*, *Galium spurium*, *Stachys sylvatica*, *Fragaria vesca*, *Poa nemoralis*, *Lamium maculatum*, *Campanula trachelium*, *Orobanchus vernus*, *Scrophularia nodosa*. Noch seltener sind: *Mercurialis perennis*, *Geranium robertianum*, *Campanula rapunculoides*, *Alliaria officinalis*, *Festuca gigantea*, *Brachypodium sylvaticum* sowie vereinzelt die ruderalen Arten: *Urtica dioica*, *Lapsana communis*, *Arctium lappa* und *Moehringia trinervia*.

Bodenschicht fehlt.

An der Stammbasis der Bäume findet man: *Brachythecium curtum*, *B. salebrosum*, *B. velutinum*, *Catharinea undulata*, *Mnium cuspidatum*.

Der Flechtenbewuchs an den Stämmen der verschiedenen Baumarten ist ungleich. Am untersten Teil der Stämme wachsen häufig: *Peltigera*

ra canina, *Cladonia fimbriata*, *Ramalina fraxinea*, *Parmelia sulcata*, *Evernia prunastri*; höher am Stamm ab 50–70 cm kommen dazu: *Parmelia scorteia*, *P. acetabulum* und über 1 m hoch *Physcia stellaris*, *P. pulverulenta*, *Lecanora pallida*, *L. carpinea*, *Bacidia luteola*, *Hypogymnia tabulosa*.

Als Parasiten seien genannt: *Viscum album*, *Fomes ignarius* und *Polyporus sulphureus*.

d) Bestandesklima

Von den einzelnen Faktoren bringen wir nur kurze Angaben.

Strahlung: Die Tageslänge nimmt während der Vegetationszeit von 14 Stunden im Frühjahr auf 17 Stunden im Sommer zu und verkürzt sich wieder im Herbst bis auf 12 Stunden. Die Lichtverhältnisse im Bestand vor der Belaubung und nach derselben wurden von einem 30 m hohen Turm aus gemessen. Sie sind in folgender Tabelle zusammengefaßt:

Tab. 8: Die Beleuchtung um 13 h an klaren Tagen in verschiedener Höhe innerhalb des Eichenwaldes

Bestandesschicht	Frühjahr		Sommer	
	in 1000 lux	Lichtgenuß	in 1000 lux	Lichtgenuß
Über den Kronen	60–70	100 %	ca. 85	100 %
Oberer Kronenraum	60–70	100 %	10–40	12–45 %
Unterer Kronenraum	50–60	75–90 %	1,5–4,5	2–5 %
Strauchschicht	30–50	45–80 %	0,6–2,0	0,7–2,5 %
Krautschicht	30–50	45–80 %	0,4–1,2	0,5–1,5 %

Die Gesamtstrahlung während der Tagesstunden beträgt im Mittel über der Krautschicht etwa $0,08 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ ($= 0,336 \text{ J. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$), was etwa 12 % der Strahlung im Freien entspricht. Die Abb. 16 gibt die jahreszeitliche Änderung der mittleren Beleuchtung über der Krautschicht im Jahre 1969 wieder, wobei die Bestimmung mittags an 50 Punkten durchgeführt wurde, die auf einem Kreuz in jeweils 1 m Entfernung lagen. Die Messungen wurden alle 3–7 Tage vorgenommen.

Es lassen sich vier Abschnitte der Vegetationszeit unterscheiden: 1. die helle Frühjahrsphase, 2. die Übergangsphase, 3. die dunkle Sommerphase und 4. die wieder hellere Herbstphase nach dem Laubfall. Die Lichtflecken haben im Sommer eine Intensität von $0,6\text{--}1,0 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1} = 2,52 \text{ J. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$. Die für die Photosynthese wichtigen Spektralbereiche sind im Waldschatten relativ etwas stärker abgeschwächt (Grünschaten).

Temperatur: Nach dem Abtauen des Schnees steigen die anfangs noch niedrigen Temperaturen rasch an. Auf diese Erwärmung folgt jedoch im Mai meist eine Abkühlung. Letztere wiederholt sich oft auch im Juni. Erst ab Juli setzt die stabile Sommerwärme ein, die im Herbst allmählich abnimmt.

Die Oberfläche der Waldstreu weist im Frühjahr sehr starke Temperaturschwankungen auf

(bis zu 30°C). Am Tage erwärmt sie sich oft maximal auf 35° , während nachts noch Fröste mit Reifbildung auf den Kräutern vorkommen. Nach der Belaubung wird der obere Kronenraum, in dem am 31. VII. 1971 in 22 m Höhe $30,5^\circ$ gemessen wurden, zur «aktiven Oberfläche», während in 15 cm über dem Boden die Temperatur $25,8^\circ \text{C}$ nicht übersteigt. Bei der Eiche beträgt die Übertemperatur der Blätter im Juli bei Besonnung im Mittel 2°C .

Luftfeuchtigkeit: Von den auf den Eichenwald fallenden Jahresniederschlägen erreichen 88 % den Boden. Der übrige Teil wird vom Laub zurückgehalten, während der Abfluß an den Stämmen unbedeutend ist.

Im Bestande findet gegenüber dem freien Feld eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit statt; doch kann sie während der für die Waldsteppe bezeichnenden Trockenperiode im Mai trotzdem auf 40 % oder gar 30 % fallen. Ebenso sinkt die Feuchtigkeit im Spätsommer stark ab. In dieser Jahreszeit fallen nur seltene leichte Regen und der Boden trocknet zunehmend aus. Die Luftfeuchtigkeit ist am höchsten am Boden und am niedrigsten im blattfreien Raum unter den Kronen. Selbst an einem Tage mit Regen um die Mittagszeit bleibt das Gefälle im Stammraum erhalten.

Im Sommer, wenn die Temperaturen nicht mehr ansteigen, ist die Feuchtigkeit im Walde

höher. Sie liegt im allgemeinen um 3–6% über der auf freiem Felde, an Tagen mit extrem trockenen Winden (Suchowej) sogar um 20%.

Wind: Vor der Belaubung im Frühjahr wird die Windgeschwindigkeit im Walde auf 30–50% der über freiem Felde herabgesetzt. Im Sommer nach der Belaubung ist die Luftbewegung im Bestande sehr gering. Da das Kronendach des Altbestandes eine unregelmäßige Fläche bildet, dringt der Wind in den Kronenraum der stark herausragenden Bäume ein, was die Turbulenz im Stammraum ebenso wie den Wärmeaustausch fördert.

Witterungsverlauf: Dieser ist im kontinentalen Klima viel ausgeprägter als im ozeanischen. Im Frühjahr erwärmt sich nur die oberste Bodenschicht. Deshalb treiben zunächst die Pflanzen aus, deren Wurzeltiefe sehr gering ist. Sie sind starken Wärmeschwankungen ausgesetzt

(Erwärmung bei Einstrahlung und nachts sogar Frost möglich). Die Wassersättigungsdefizite der Luft können beträchtlich sein, ebenso die Luftbewegung.

In der Übergangszeit zum Sommer tritt eine rasche Erwärmung ein, selbst der Bodenschichten, in denen die Sträucher und Bäume wurzeln. Diese treiben aus, wodurch bei zunehmender Belaubung die Beleuchtung am Boden in 2–3 Wochen bis auf die niedrigen Sommerwerte absinkt. Diese Übergangszeit bietet den Frühlingsarten noch relativ günstige Lichtverhältnisse, aber ein Kälterückschlag im Mai kann das Wachstum hemmen.

Im Frühsommer (Juni–Anfang Juli) ist das Wetter wechselnd. Die Krautschicht erhält wenig Licht, während die Photosynthese der Baumschicht unter optimalen Bedingungen verläuft. Der Wassergehalt des Bodens nimmt

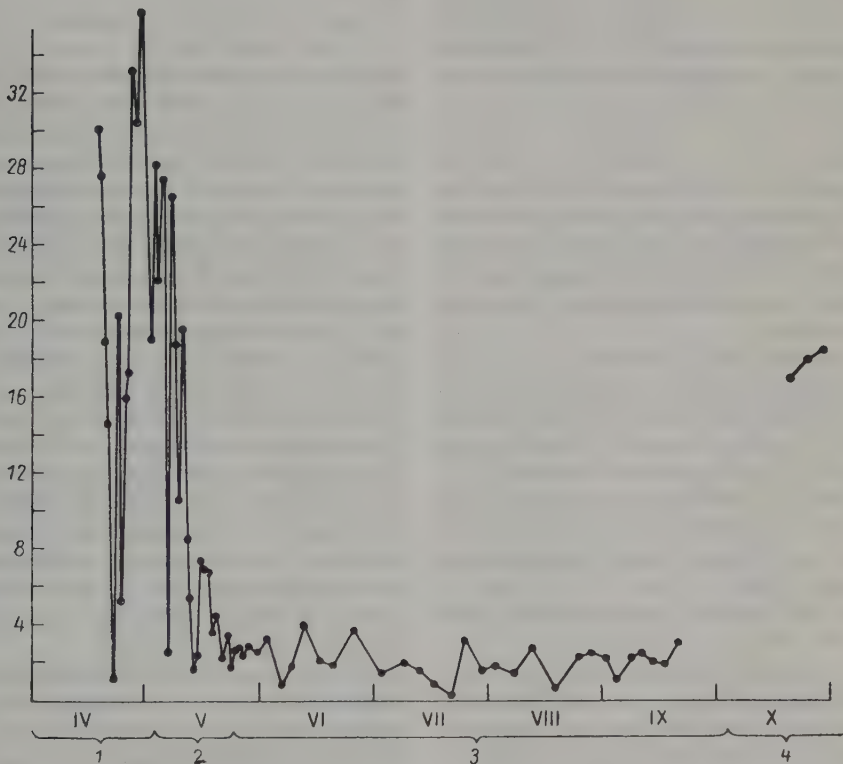


Abb. 16: Änderung der Beleuchtungsintensität (in tausend Lux) direkt über der Krautschicht des Waldes um die Mittagszeit der Meßtage im April – Oktober (IV–X) 1969.

1 Frühlings-Lichtphase (vor der Belaubung), 2 Übergangsphase (vom Öffnen der Knospen bis zum Beginn der vollen Belaubung), 3 Sommer-Schattenphase (über die Meßmethode vgl. Text), 4 Herbstphase nach dem Laubfall (s. Kurvenabschnitt oben).

langsam ab, es tritt die erste Trockenperiode auf. Die Niederschläge fallen in starken Güssen und sind deshalb wenig wirksam.

Für den Spätsommer (Ende Juli–August) sind Trockenperioden von 1–2 Wochen sehr bezeichnend (sogar von einem Monat oder mehr), bei gleichzeitig hohen Temperaturen, was sich auf das Wachstum ungünstig auswirkt.

Im Herbst (Mitte September) beginnt bei noch hohen Temperaturen das Vergilben der Blätter in der Baumschicht. Infolge des Laubfalls werden die Lichtverhältnisse am Waldboden wieder günstiger, ebenso durch die einsetzenden Herbstregen die Wasserverhältnisse besser, so daß bei den perennierenden Kräutern ein Herbstaustrieb einsetzt. Das Wachstum wird jedoch gegen Ende dieser Periode durch die sich immer häufiger wiederholenden Nachtfröste gehemmt, bis Ende Oktober oder Anfang November endgültig der Winter beginnt.

Die günstige Vegetationszeit ist somit in der Waldsteppe relativ kurz. Sie wird begrenzt durch den späten Beginn des Frühjahrs und die Trockenheit des Spätsommers. Für die Krautschicht kommt noch die schwache Beleuchtung während des ganzen Sommers hinzu.

e) Phänologie

Es wurde 1969–1971 nicht nur auf die gewöhnlichen Entwicklungsphasen, sondern auch auf die Sproßausbildung und die Abfolge der verschiedenen morphologisch und physiologisch unterscheidbaren Blätter an ein und derselben Pflanze geachtet.

Das Notieren der Entwicklungsstadien geschah im Frühjahr täglich, später alle drei Tage. Die Beobachtung erstreckte sich auf 6 Baumarten und 46 krautige Arten. 20 phänologische Spektren liegen in der Originalarbeit vor.

Frühjahrsphase der Geophyten: Diese werden als Ephemerode bezeichnet, weil sich ihre Entwicklung auf die kurze lichte Frühjahrsphase beschränkt.

Als erste Art erscheint aus dem Schnee *Scilla sibirica*, die bei 0,5–2°C Lufttemperatur reichlich blüht. 5–7 Tage später folgt bei 3–3,5°C die lila-rote Massenblüte von *Corydalis halleriana* (= *C. solida*), danach öffnet *Anemone ranunculoides* bei 5–6°C ihre gelben Blüten. Obgleich die Blüte dieser Ephemeroiden bei so niedrigen Temperaturen erfolgt, werden sie doch durch Insekten bestäubt und setzen reichlich Samen an. Begünstigt wird das durch die lange Lebensdauer der Einzelblüte, die bei *Corydalis* 5–7

Tage, bei *Anemone* 8–10 Tage beträgt. Der Fruchtansatz erreicht bei *Scilla* und *Corydalis* 80–90%, bei *Gagea lutea* und *Anemone* nur 70%. Die Früchte reifen oft erst nach dem Absterben der Blattoorgane.

Gleichzeitig mit den Ephemeroiden erscheinen aus dem Schnee die überwinterten Blätter von *Asarum europaeum* und *Carex pilosa*. Nach dem Abtauen des Schnees wachsen die Blätter der Segge; die Blattstiele der *Asarum*-Blätter verlängern sich bis auf 10–15 cm, wodurch sich ihre Beleuchtung verbessert. Die jungen Blätter dieser beiden Arten entwickeln sich Ende April–Anfang Mai und sind erst in der zweiten Hälfte des Juni ausgewachsen. Mit dem Erscheinen der jungen Blätter beginnt die unscheinbare Blüte von *Asarum*. Die Lebensdauer einer Blüte ist 10–15 Tage, die Blütezeit erstreckt sich über einen Monat. Es findet Selbstbestäubung statt, aber auch Fremdbestäubung durch Colembolen. Alle Blüten setzen Früchte an.

Ende April werden die jungen Blätter von *Glechoma hirsuta* sichtbar, ebenso bei *Stellaria holostea* und *Geum urbanum* sowie die Frühlingssprosse von *Pulmonaria obscura*, *Asperula odorata*, *Viola suavis*, *V. hirta*, *V. mirabilis*, aber auch von *Dactylis glomerata* und *Aegopodium podagraria*. Schon 5 Tage später blüht *Pulmonaria* zusammen mit *Anemone ranunculoides*, ihre Blütezeit dauert jedoch viel länger. Da es sich um eine heterostyle Art handelt, erfolgt nur Fremdbestäubung durch Hummeln oder Bienen. Die anderen genannten Arten blühen viel später. *Aegopodium* bildet im Frühjahr nur kleine, relativ xeromorphe Blätter aus.

Übergangsphase: Anfang Mai öffnen sich die Knospen der Sträucher und des Unterwuchses; *Ulmus* blüht und *Acer* beginnt zu blühen, *Quercus* folgt etwas später nach. Die Blattknospen der Baumschicht schlagen in der ersten Maidekade aus. Die var. *tardiflora* der Eiche verspätet sich gegenüber der var. *praecox* je nach der Witterung um 2–4 Wochen. Das Laubdach schließt sich meist Ende Mai.

In der Krautschicht blühen im Mai neben *Pulmonaria* auch die Veilchen, etwas später *Stellaria*, *Glechoma* und danach *Asperula* sowie *Geum*, aber aspektbildend sind nur *Stellaria* und *Asperula*. Alle diese Arten sind entomogam, der Fruchtansatz ist geringer.

Um diese Zeit erscheinen die Ähren bei *Carex pilosa*; die Bestäubung dieser anemogamen Art erfolgt Anfang bis Mitte Mai. Früchte wer-

den bei der Segge oft nicht gebildet, die Vermehrung erfolgt vegetativ. Diese unansehnliche Art ist nicht aspektbildend. Fast gleichzeitig mit der Belaubung der Bäume erscheinen die Sprosse von *Polygonatum multiflorum*, *Dentaria bulbifera* und bald darauf die von *Scrophularia nodosa*, *Stachys sylvatica*, *Campanula trachelium*, *C. rapunculoides* und *Festuca gigantea*. *Dentaria* blüht Anfang Mai, *Polygonatum* Anfang bis Mitte Mai; ihre durch Hummeln, Bienen, Fliegen und Käfer bestäubten Blüten bleiben nur 2–4 Tage erhalten.

Gegen Ende der Übergangsphase sterben die Sprosse der Ephemeroiden ab, ebenso die Frühlingsprosse von *Pulmonaria* und *Aegopodium*; die Frühlingsblätter von *Stellaria*, *Asperula* u. a. beginnen zu vergilben. Das Wachstum der Kraut- und Holzarten hört fast auf.

Ende Mai ist der gesamte Artbestand des Biogeozöns feststellbar, aber der Höhepunkt des Blühens ist bereits überschritten. Im Jahre 1969 macht sich deutlich ein zweites Maximum mit den späten Regen in der Blühkurve bemerkbar.

Schattenphase im Sommer: Mitte Juni ist die Krautschicht voll ausgebildet, doch geht die Entwicklung noch weiter. Einige Exemplare von *Aegopodium* bilden an besser beleuchteten Stellen ihre Blütendolden aus; in der zweiten Junihälfte fängt auch die lang anhaltende Blüte von *Campanula*, *Scrophularia*, *Stachys* und *Festuca* an. Auch *Glechoma*, *Geum* und *Lamium maculatum* blühen über 3 Monate. Bestimmte Aspekte lassen sich nicht unterscheiden. Die Frühlingsblätter werden durch größere im Schatten gebildete Sommerblätter ersetzt. Der Fruchtansatz ist unterschiedlich, von 0% im tiefen Schatten bis 25%, aber auch 60% und sogar 100% bei zunehmender Beleuchtungsstärke. Sehr aktiv ist im Sommer von Juni bis August das Wachstum der Rhizome.

Bei den Baumarten wird durch die Juniregen häufig die Ausbildung von ansehnlichen Johannistrieben ausgelöst. Gleichzeitig blüht die Linde.

Im allgemeinen ist diese Zeit jedoch eine Phase des Wachstumsstillstandes, die auch durch die häufigen Trockenperioden mitbedingt wird. Die krautigen Arten welken oft und werden erst nach einem Regen wieder turgeszent; bei langer Dürre im August sterben die Blätter sogar ab.

Herbstliche Übergangsphase: Ende August bis Anfang September beginnt nach Einsetzen

der Herbstregen bei fast der Hälfte aller Kräuter ein herbstliches Austreiben, solange es noch warm und sonnig ist. Die zur Ausbildung kommenden Herbstblätter unterscheiden sich durch ihre geringe Größe stark von den Sommerblättern, ihre Phytomasse ist sehr gering; sie überwintern häufig und sterben beim Ausapern oder, wenn die Frühlingsblätter erscheinen, ab. Zugleich beginnt im Boden ein Wachstum der Ephemeroiden; auch an den Wurzeln der Bäume ist Wachstum festzustellen. Im allgemeinen bereiten sich jedoch die Pflanzen auf die Winterruhe vor, die Sommerblätter sterben bei *Aegopodium*, *Pulmonaria* u. a. nach und nach ab. Die Aussamung findet bei diesen Arten Anfang September statt, bei den Spätsommerarten (*Campanula*, *Scrophularia*, *Stachys* sowie *Polygonatum*) etwas später. Ende September, wenn der Laufball einsetzt, sieht die Krautschicht zu 70% (der Deckung nach) abgestorben aus. Anfang Oktober sind nur noch die Blätter von *Asarum* und *Carex pilosa* grün.

Die Holzarten und Ephemeroiden verfallen in eine tiefe Ruhe. Die anderen Arten verhalten sich verschieden: Die Winterruhe fehlt bei *Aegopodium*, *Asperula*, *Stellaria* und *Viola* ganz; sie können bei einem Anstieg der Temperatur jederzeit das Wachstum aufnehmen, jedoch kommt das im Gegensatz zu Westeuropa im kontinentalen Osteuropa fast nicht vor, weil der Temperaturabfall endgültig einsetzt.

Winterphase: Sie beginnt mit der Ausbildung einer dauernden Schneedecke. Mitte Januar bis Anfang Februar wird die innere Winterruhe der Arten aufgehoben und durch eine äußere, durch die tiefen Temperaturen aufgenötigte, abgelöst. Unter dem Schnee findet eine gewisse Entwicklung der Ephemeroiden statt, die daher zum Teil schon vor dem Verschwinden der Schneedecke herauskommen.

Aufgrund der hier besprochenen Entwicklungsrhythmen lassen sich die Krautarten des Eichenwaldes in mehrere *Synusien* oder *ökologische Gruppen* einteilen:

1. die *Ephemeroiden* oder Frühlingsgeophyten,
2. Die *Hemiephemeroiden* wie *Dentaria* oder *Adoxa*, die kurz vor der Belaubung der Baumschicht blühen, aber erst Mitte des Sommers einziehen,
3. die *Frühsommerpflanzen* mit erneutem Wachstum im Herbst – eine für die Biozönose besonders bezeichnende Gruppe mit *Aegopodium*, *Pulmonaria*, *Stellaria*, *Asperula*

usw.; sie können nochmals im Herbst blühen und besitzen keine Winterruhe,

4. die *Spätsommerarten* wie *Polygonatum*, *Campanula*, *Scrophularia*, *Stachys*, deren oberirdische Teile im September absterben, so daß ein Herbstaustrieb fehlt,
5. die beiden *immergrünen Arten*, *Asarum* und *Carex pilosa*, mit Blättern, deren Lebenszeit etwa 14 Monate beträgt.

Nicht alle Arten passen genau zu einer von diesen Synusien. *Campanula trachelium* z. B. bildet frühzeitig Rosettenblätter, die bald absterben und durch Stengelblätter ersetzt werden, wobei im Herbst zuweilen wieder Rosettenblätter ausgebildet werden. Schwer einzureihen sind auch die Gräser (*Festuca*, *Dactylis*), die im Sommer blühen, aber im Herbst nochmals austreiben.

4.2.1 Die Synusien der Krautschicht, ihre Photosynthese und der Assimilathaushalt

Die 5 krautigen Synusien des *Tilieto-Quercetum aegopodiosum* sind nur ökologische Teilsysteme. Es besteht jedoch ein Wettbewerb zwischen ihren Wurzeln und denen der Baumschicht sowohl um das Bodenwasser als auch um die Nährstoffe im Boden. Dabei ist die Baumschicht mit ihrem Wurzelsystem der überlegene

Partner (vgl. 6.3). Auch miteinander stehen die Synusien, soweit sie sich z. T. gleichzeitig entwickeln, in scharfer Konkurrenz.

Trotzdem ist es notwendig, das ökologische Verhalten der einzelnen Synusien getrennt zu behandeln.

Die kurze Vegetationszeit der Krautschicht mit günstigen Wachstumsbedingungen muß voll ausgenutzt werden, um eine möglichst große Produktion zu erzielen.

Für die Bestimmung der Photosynthese wurde die kolorimetrische Methode von ČATSKÝ u. SLAVÍK in einer verbesserten Form verwendet. Die Untersuchungen erstreckten sich über die gesamte Vegetationszeit und zwar jeweils in der Zeit der größten Intensität von 10 h bis 14–15 h. Ergänzend zu diesen Bestimmungen am Standort wurde in einzelnen Fällen die potentielle Assimilationsfähigkeit unter konstanten Bedingungen mit der ^{14}C -Methode ermittelt. Außerdem erfolgte eine Feststellung der Veränderungen des Stärkegehalts in den Speicherorganen auf quantitative Weise und durch Prüfung von mikroskopischen Schnitten.

1. Ephemeroide oder Frühlingsgeophyten (GORYSCHINA 1969, 1972 a, b)

Bei diesen setzt die Photosynthese sofort nach der Entfaltung der bereits grün aus dem Schnee herauskommenden Blätter Mitte April ein. Sie erreicht den Höhepunkt Anfang Mai und hört Ende Mai mit dem Vergilben der Blätter auf (Abb. 17 a). In Anbetracht der tiefen Lufttemperaturen sind die erhaltenen maximalen Werte von 70–80 mg $\text{CO}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ bei *Scilla* als hoch zu bezeichnen. Berechnet man die Netto-Assimilation nicht auf ein Gramm Trockengewicht, sondern

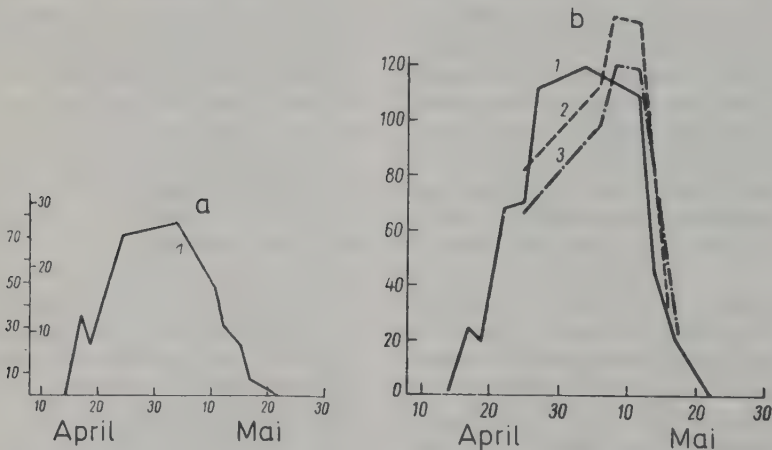


Abb. 17: Photosynthese von *Scilla sibirica* am Standort 1964 (a) und potentielle Photosynthese (b) von 1 *Scilla*, 2 *Corydalis* und 3 *Anemone*. Ordinate: Assimilation in mg CO_2 pro g Trockengewicht und Stunde (bei a rechte Skala an der Ordinate auch in mg CO_2 pro dm^2 und Stunde).

dern pro dm^2 Blattoberfläche, so werden Stundenwerte von über 25 mg CO_2 erreicht.

Die gesamte Vegetationszeit der Ephemeroiden dauert 4–6 Wochen; die Zeit der intensiven Photosynthese ist noch kürzer. Die Messung der potentiellen Photosynthese mit der ^{14}C -Methode unter günstigen Temperaturverhältnissen ergab natürlich höhere Werte (Abb. 17b). Relativ niedrig ist die Netto-Assimilation von *Ficaria verna* (Abb. 18).

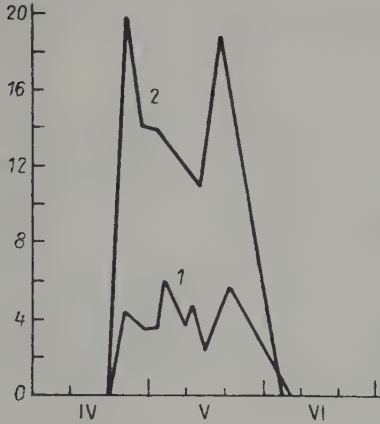


Abb. 18: Photosynthese von *Ficaria verna* in mg CO_2 pro dm^2 und Stunde von Ende April (IV) bis Anfang Juni (VI) 1969: 1 im Walde, 2 auf einer Waldlichtung.

Zu Beginn der Entwicklung werden für den Aufbau der Organe und zur Deckung der intensiven Atmung die Stärkereserven aus den Speicherorganen verbraucht, denn die Netto-Assimilation allein reicht nicht aus. Das wurde auch für amerikanische Ephemeroiden (*Claytonia* und *Erythronium*) von RISSER und COTTAM (1968) festgestellt. Erst gegen Ende der Blütezeit und zu Beginn der Fruchtzeit, wenn die Netto-Assimilation ihr Maximum erreicht, das Wachstum aufhört und die Atmung sinkt, ist ein Assimilatüberschuß vorhanden; die Reserven werden dann in Form von Stärke für das nächste Jahr wieder aufgefüllt (Abb. 19). Dafür wird etwa die Hälfte der gesamten Assimilationsausbeute während der Vegetationszeit verwendet. Das Absinken der Photosynthese im Mai hängt nicht mit der stärkeren Beschattung infolge der Belaubung des Waldes zusammen, sondern ist auf ein rasches Altern der Blätter, also innere Ursachen zurückzuführen. Nach unseren Erfahrungen in Hohenheim zeigten dauernd unter günstigen Lichtverhältnissen gehaltene Pflanzen sogar ein früher eintreten des Vergilben der Blätter.

2. Hemiephemeroiden

Zu diesen gehört *Dentaria bulbifera*, deren Netto-Assimilationskurve während der Vegetationszeit in

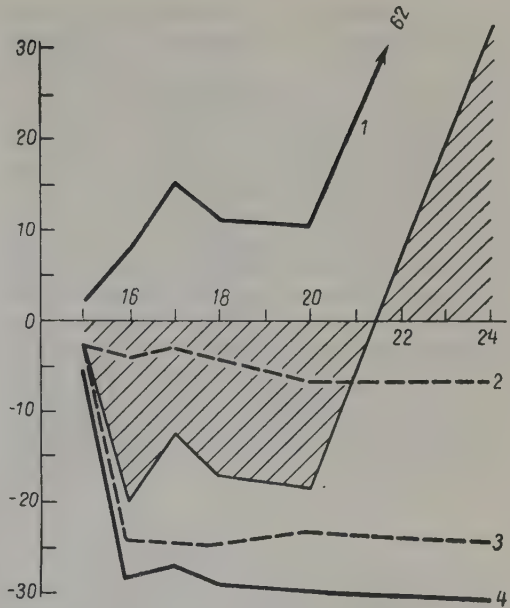


Abb. 19: Assimilathaushalt von *Scilla sibirica* zwischen dem 14. und 24. April. Ordinate: $\text{kg Trockengewicht pro Hektar}$. 1 Gewinn durch Photosynthese, 2 Verlust durch Atmung, 3 Verbrauch für Sproßaufbau, 4 Gesamtverlust. Schraffiert = Differenz (Gewinn - Verlust)

Abb. 20 dargestellt ist. Anfang Mai werden ebenso hohe Werte erreicht wie beim Photosynthese-Maximum der Ephemeroiden, aber dann sinken sie infolge der mit der Belaubung abnehmenden Lichtintensität, so daß die Kurve asymmetrisch ist. Im Gegensatz zu den Ephemeroiden werden die Reserven sofort wieder aufgefüllt: Vom 20. IV. bis 7. V. steigt der Stärkegehalt im Rhizom von wenigen Zehntelprozent auf 18,8%, um dann bis zum 16. VI. kaum noch auf 19,5% zuzunehmen.

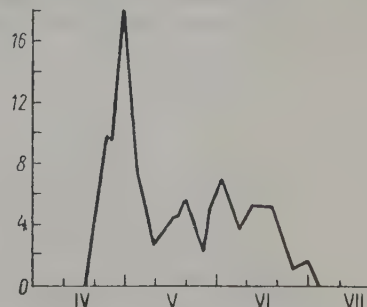


Abb. 20: Photosynthesekurve von *Dentaria bulbifera* von April bis Juli (IV–VII) 1970. Ordinate: mg CO_2 pro dm^2 und Stunde.

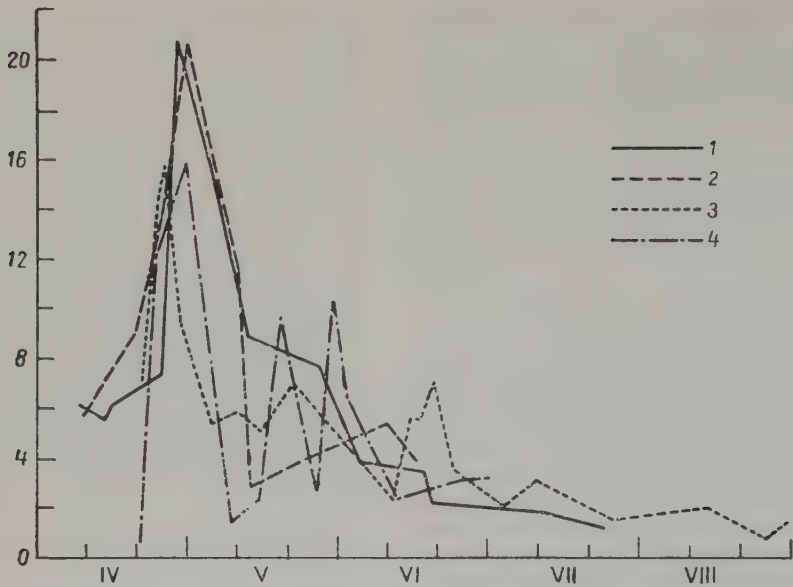


Abb. 21: Photosynthesekurven von *Aegopodium podagraria* von April bis August in den Jahren 1 = 1966, 2 = 1967, 3 = 1969 und 4 = 1970. Ordinate: mg CO₂ pro dm² und Stunde.

3. Frühsommerarten

Diese größte Gruppe unter den Kräutern wird durch die vorherrschende Art *Aegopodium podagraria* repräsentiert, deren Entwicklung noch vor der Belaubung der Baumschicht anfängt und 5 Monate bis zum Schneefall andauert. Dementsprechend beginnt die Netto-Assimilationskurve mit einem steilen Anstieg bis zu einem scharf ausgebildeten Maximum Anfang Mai, worauf ein allmähliches Absinken bis in den Herbst hinein folgt (Abb. 21). Ganz ähnlich ist auch die Kurve der potentiellen Photosynthese (Abb. 22). Vergleicht man die Assimilationskurven der verschiedenen Jahre, so erkennt man beim abfallenden Teil der Kurve zuweilen einzelne kleinere Maxima, die durch kurze, warme und feuchte Witterungsperioden während der Sommermonate bedingt werden. Bei der Kurve der potentiellen Photosynthese treten sie natür-

lich nicht auf. Während der Dürreperiode im Spätsommer, wenn die Blätter welken, hört die CO₂-Assimilation ganz auf. Im Herbst unter günstigeren Lichtverhältnissen beginnt die Photosynthese wieder, aber sie ist sehr schwach und nur an klaren Tagen meßbar, weil um diese Zeit die großen Sommerblätter durch die kleinen Herbstblätter bereits ersetzt sind, deren Blattfläche so klein ist, daß die Assimilation kaum ins Gewicht fällt.

Die etwas xeromorphen Frühlingsblätter haben einen höheren Temperaturquotienten ($Q_{10} = 1,6$) gegenüber dem der Sommerblätter mit $Q_{10} = 1,1$. Die Frühlingsblätter verhalten sich wie Sonnenblätter, die Sommerblätter wie Schattenblätter. Der photosynthetische Apparat wird also im Laufe der Entwicklung an die jeweiligen Verhältnisse angepaßt.

Wie die Abb. 23 zeigt, ist die Produktion der Früh-

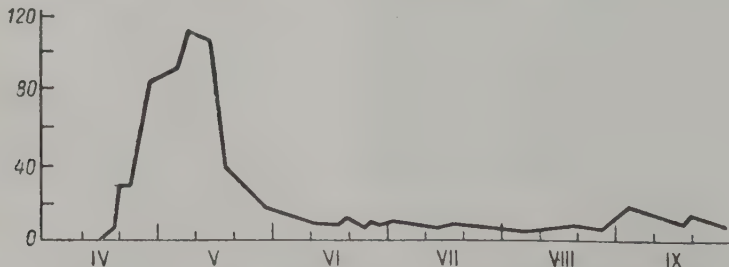


Abb. 22: Potentielle Photosynthese (Bestimmung mit ¹⁴C) von *Aegopodium podagraria* im Jahre 1964. Ordinate: mg CO₂ pro g Trockengewicht und Stunde.

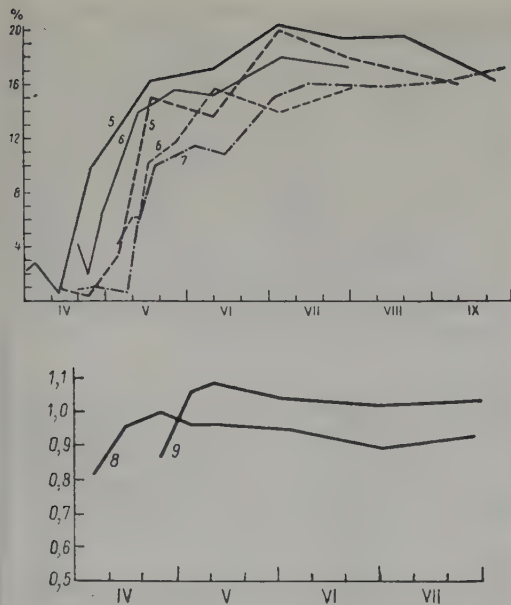


Abb. 23: Oben: Stärkegehalt in % des Trockengewichts der Rhizome von *Aegopodium podagraria*: 5 = 1966, 6 = 1967, 7 = 1969. Ausgezogen = in den alten Rhizomen, gestrichelt oder Strich-Punkt (bei 7) = in den jungen. Unten: Spezifisches Gewicht der Rhizome im Jahre 1966: 8 = alte, 9 = junge.

lingsblätter von besonderer Bedeutung; denn der Stärkegehalt der Rhizome ist im April sehr gering und steigt bereits im April-Mai stark an, um dann bis zum Herbst ziemlich gleich zu bleiben. Die Stärkereserven werden somit im Laufe des Winters langsam verbraucht und reichen im Frühjahr gerade noch für den ersten Austrieb aus. Die Berechnungen aufgrund der Netto-Assimilationsmessungen wurden durch direkte

während der Vegetationszeit in kurzen Abständen durchgeführte Trockengewichtsbestimmungen bestätigt (Abb. 24).

Aegopodium verhält sich somit ganz anders als *Scilla*. Der Aufbau der Assimilationsorgane erfolgt nicht auf Kosten der im Jahr vorher gespeicherten Reserven, sondern aus den laufend während des Photosynthese-Maximums gebildeten Assimilaten. Der erzielte Gewinn ist so groß, daß gleichzeitig Stärke in den Rhizomen gespeichert werden kann, zuerst in den alten und dann in den neugebildeten (Abb. 23). Die hohe Frühjahrsproduktion ist nicht die Folge einer sehr intensiven Photosynthese, sondern die einer rasch wachsenden Blattfläche. Der Blattflächenindex ist bei einem *Aegopodium*-Bestand 1,2–1,3, bei den Ephemeroiden dagegen nur 0,7–0,8.

Der Assimilationshaushalt von *Pulmonaria* entspricht dem von *Aegopodium* (Abb. 25). Der Saisondi-

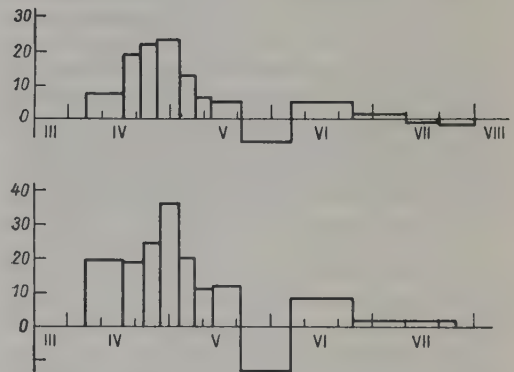


Abb. 24: *Aegopodium podagraria*. Oben: Netto-Photosynthese in mg CO₂ pro dm² der Blätter und pro Tag. Unten: Trockengewichtszunahme einer Pflanze in mg pro Tag. Die Werte stimmen in beiden Fällen gut überein.

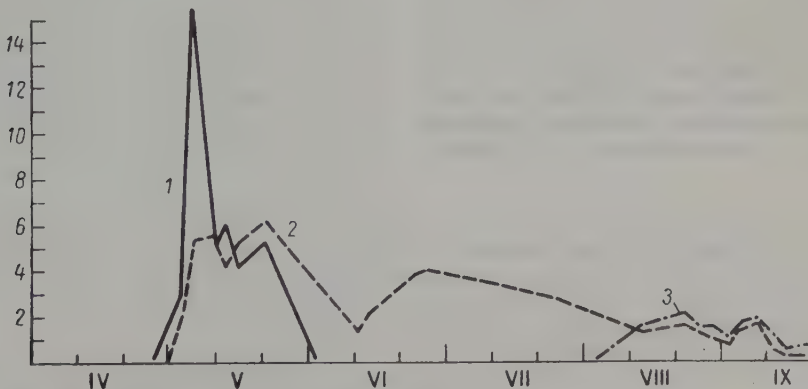


Abb. 25: *Pulmonaria obscura*: Photosynthesekurve in mg CO₂ pro dm² und Stunde (1 = Frühlingsblätter, 2 = Sommerblätter, 3 = Herbstblätter).

morphismus der Blätter noch ist ausgeprägter und ebenfalls mit einem unterschiedlichen physiologischen Verhalten gekoppelt.

Auch *Asperula* und *Stellaria* weisen ein im wesentlichen gleiches Verhalten auf. Bei ihnen tritt eine Ablösung verschiedener Blattformen dadurch ein, daß am selben Sproß die im Frühjahr gebildeten Blätter absterben, während apikalwärts größere Sommerblätter entstehen.

4. Spätsommerarten

Die Arten dieser Gruppe (*Festuca gigantea*, *Stachys sylvatica* und *Scrophularia nodosa*) beginnen mit dem Wachstum erst gegen Ende der Übergangsphase, d. h. zu einer Zeit, da die Beleuchtung am Waldboden schon sehr stark abgenommen hat. Infolgedessen fehlt das Maximum bei der Photosynthesekurve gleich nach dem Austreiben fast ganz, vielmehr verläuft die Kurve während der Vegetationszeit auf einer gleichmäßig niedrigen Stufe (Abb. 26). Die unterirdischen Organe enthalten selbst bei *Scrophularia nodosa* mit den großen Knollen kaum Reservestoffe und sind gleich nach dem Austreiben ganz leer. Deshalb muß der Sproßaufbau aus den laufend gebildeten Assimilaten erfolgen. Bei der geringen Netto-Assimilation im Waldschatten sind die Assimilatüberschüsse nicht groß, und der Ausbau der Blattoberfläche erfolgt sehr langsam. Auch die generative Phase ist über 2,5–3 Monate ausgedehnt.

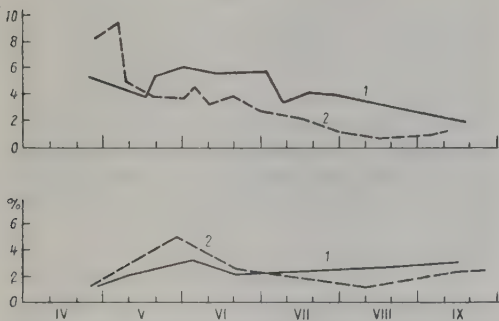


Abb. 26: Oben: Photosynthesekurven in mg CO₂ pro dm² und Stunde von *Festuca gigantea* (1) und *Stachys sylvatica* (2). Unten: Kurven des Stärkegehalts in % des Trockengewichts in den Bestockungsknoten von *F. gigantea* (1) und den Rhizomen von *S. sylvatica* (2).

5. Sommerarten mit immergrünen Blättern

Genauer untersucht wurde *Asarum europaeum*. Die überwinterten Blätter dieser Art beginnen im März sofort nach dem Ausapern zu assimilieren. Doch sind die Blätter bräunlich und ihre Photosynthese-Aktivität ist nicht groß; sie sinkt schon im April ab und hört Ende April, wenn die jungen Blätter ausgebildet sind, ganz auf (Abb. 27). Trotzdem ist die Netto-Assimilati-

on der alten Blätter von großer Bedeutung. Sie reicht aus, um die Baustoffe für die jungen Blätter zu liefern und läßt sogar den geringen Stärkegehalt des Rhizoms ansteigen (Abb. 27 [3]). Die Photosynthese der jungen Blätter weist Anfang Mai dieselben Werte auf wie die der Ephemeroiden mit einem ebenso spitzen Maximum, aber schon Mitte Mai ist sie nicht höher, als die maximale der schwach assimilierenden alten Blätter im April. Die Stärkeanreicherung im Rhizom nimmt langsam bis zum Herbst zu. Die Reservens werden dann im Winter zum größten Teil verbraucht. Ganz ähnlich wie *Asarum* verhält sich *Carex pilosa*.

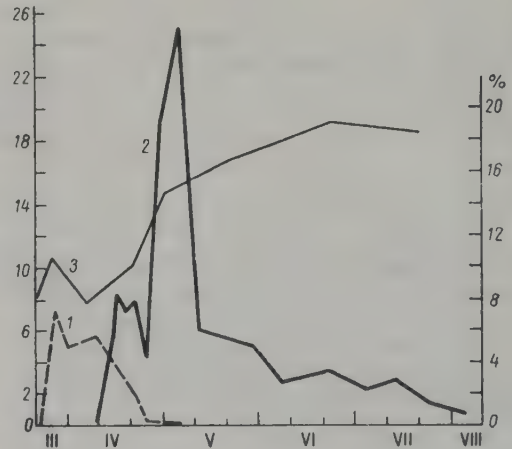


Abb. 27: *Asarum europaeum*. Photosynthesekurven von überwinterten Blättern (1) und von jungen Blättern (2) in mg CO₂ pro dm² und Stunde (s. links); dazu Stärkegehalt des Rhizoms (3) in % des Trockengewichts (s. rechts). Zwischen März (III) und August (VIII).

Zusammenfassende Betrachtungen

Die Abb. 28 zeigt nochmals zusammenfassend den Verlauf der Photosynthesekurven der verschiedenen Gruppen in Beziehung zu den 4 Lichtphasen am Waldboden. Stellt man die Frage, welche Gruppe am besten an die besonderen Lichtverhältnisse am Boden des Eichenwald-Biogeozöns angepaßt ist, so kann man darauf hinweisen, daß an der Grenze zum toten Waldschatten am häufigsten einzelne Pflanzen von *Aegopodium*, *Asperula*, *Polygonatum* und *Viola suaveolens* neben schwächlichen Individuen von *Carex pilosa* anzutreffen sind, also hauptsächlich Vertreter der Gruppe von Frühsommerarten. Dagegen wachsen die Spätsommerarten meist an etwas besser beleuchteten Stellen.

Die Ephemeroiden bilden eine besondere Synusie, die sich mit den anderen nicht vergleichen läßt; denn ihre Anpassung besteht darin, daß sie der Beschattung zeitlich ausweichen. In Hohenheim konnten wir

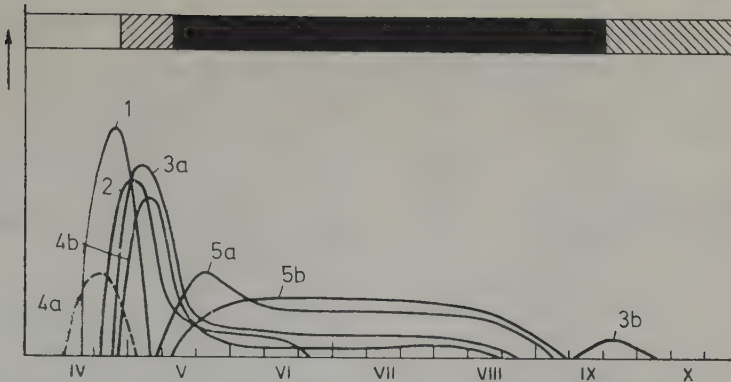


Abb. 28: Schema zum Vergleich des Photosyntheseverlaufs bei den verschiedenen Synusien in der Krautschicht des Eichenmischwaldes: 1 Ephemeroiden, 2 Hemiephemeroiden, 3 Fröhsommerpflanzen (a Fröhlingsblätter, b Herbstblätter), 4 immergrüne Arten (a vorjährige, b junge Blätter), 5 Spätsommerarten (a und b etwas verschiedene Typen). Ordinate: relative Photosynthese-Intensität. Oben die einzelnen Lichtphasen am Waldboden: weiß = Lichtphase, schraffiert = 2 Übergangsphasen, schwarz = Schattenphase.

beobachten, daß z. B. *Ficaria verna* sich im Fröhsjahr üppig entfaltet an Stellen, die im Sommer im Bereich des toten Waldschattens liegen.

Eine vorläufige orientierende Berechnung ergab für die von Vertretern der verschiedenen Synusien während der Vegetationszeit gebildete Assimilatmasse ganz grob die in der Tabelle 9 (unten) genannten Zahlen, die der direkt gemessenen Produktion an Trockenmasse gegenüber gestellt werden.

Die Differenz zwischen den gebildeten Assimilaten und der primären Produktion von 30% bei *Scilla* und etwa 60% bei *Aegopodium* ist auf die Verluste durch die Atmung zurückzuführen. Außerdem spielen Verluste durch während der Vegetationszeit absterbende Blätter bei *Aegopodium* eine Rolle sowie Beschädigungen durch Konsumenten. Die Atmungsverluste von *Aegopodium* während der langen wenig produktiven Sommerzeit im tiefen Schatten müssen sich viel stärker auswirken als die während der sehr kurzen Entwicklungszeit bei *Scilla*.

Die Bestimmung der Phytomasse der Krautschicht erfolgte durch Auswiegen der oberirdischen Teile auf je 20 Flächen von $0,5 \times 0,5$ m

Größe, die nach einem bestimmten Schema verteilt waren. Die Genauigkeit der Bestimmung der lufttrockenen Masse entsprach dabei für das Gesamtgewicht $\pm 6-13\%$ und für das Gewicht der einzelnen Arten $\pm 7-17\%$ während der Hauptentwicklung.

Die Abb. 29 zeigt die Veränderung der oberirdischen Masse im Laufe der Vegetationszeit. Der Verlauf der Kurven ist in den einzelnen Jahren sehr ähnlich. Nur das Jahr 1969 hebt sich durch eine Verspätung der Fröhsjahrsproduktion um 7-10 Tage infolge ungünstiger Witterung heraus. Das Maximum der Phytomasse der gesamten Krautschicht wird in der ersten Hälfte des Mai erreicht, wenn die neuen Sprosse von *Aegopodium* und *Carex pilosa* ihr Wachstum fast abgeschlossen haben und das Einziehen der Ephemeroiden erst beginnt. Die Phytomasse erreicht um diese Zeit $0,67-0,69 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, wobei 30% derselben auf *Aegopodium*, 25-27% auf die Ephemeroiden, 12% auf *Carex pilosa* und 7-10% auf die übrigen Arten entfallen. In der zweiten Hälfte des Juli kann ein zweites, weniger ausgeprägtes Maximum auftreten. Um

Tab. 9: Assimilatmasse und primäre Produktion in kg/ha von einigen Kräutern des Eichenwald-Biogeozöns

Pflanzenart	I Assimilat- masse	II Primäre Produktion				Verhältnis II : I
		oberirdisch	unterirdisch Zuwachs	Reserve	Ges.	
<i>Scilla bifolia</i>	985	220	30	452	702	71 %
<i>Aegopodium podagraria</i>	2100	640	30	130	800	38 %
<i>Carex pilosa</i>	1020	230	—	—	—	—

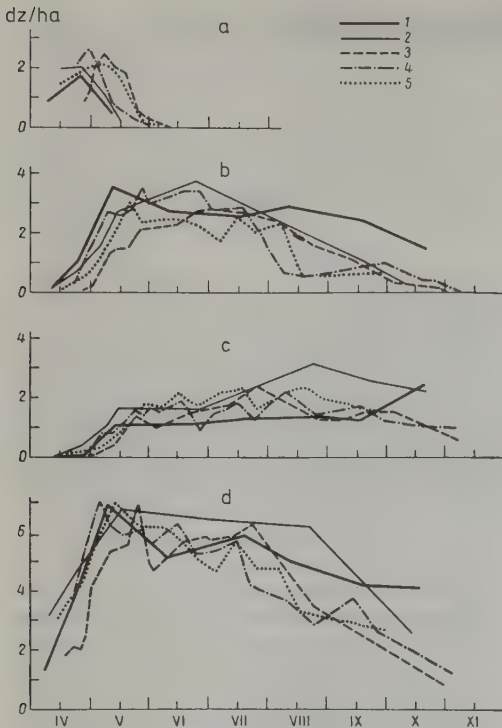


Abb. 29: Veränderung der Phytomasse der einzelnen Synusien im Laufe der Vegetationszeit von April (IV) bis September in den Jahren 1967–1971 (lufttrockene Masse in dz ha^{-1}): a Ephemeroide, b *Aegopodium podagraria*, c *Carex pilosa* (junge Sprosse), d gesamte Krautschicht. 1 = 1967, 2 = 1968, 3 = 1969, 4 = 1970, 5 = 1971.

diese Zeit entfallen 45–50% der Phytomasse auf *Aegopodium*, 30–40% auf junge *Carex pilosa*-Sprosse und 14–17% auf andere Arten. Dann nimmt die Phytomasse ab, und Ende September beträgt sie nur noch $0,25 \text{ t ha}^{-1}$, wobei jetzt auf *Carex pilosa* 40–65%, auf *Aegopodium* nur 17–25% und auf die übrigen Arten 20–30% kommen.

Die Phytomasse der Kräuter zeigt auffallende Beziehungen zur Menge des aufnehmbaren Wassers (AW) im Boden (Abb. 30). Besonders abhängig von der Bodenfeuchtigkeit ist *Aegopodium*; sobald die Feuchtigkeit sinkt, sterben die älteren Blätter ab.

Es wurde nur die noch lebende Phytomasse berücksichtigt (maximal für *Aegopodium* $0,27\text{--}0,35 \text{ t ha}^{-1}$). Werden auch die toten Blätter hinzugerechnet, so erhöhen sich die Werte um 15–20%. Auf Parzellen mit fast reinem *Aegopodium* erreichten sie $0,85 \text{ t ha}^{-1}$.

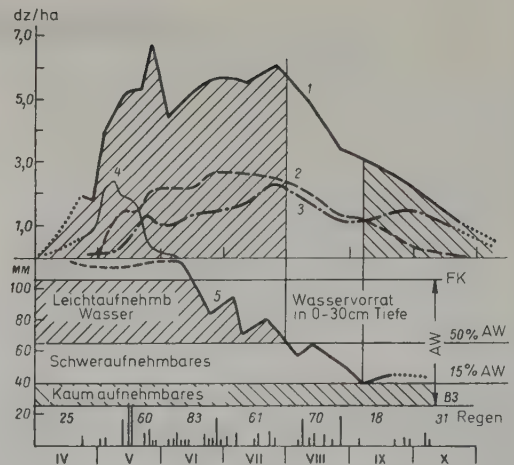


Abb. 30: Veränderung der Krautschicht-Phytomasse in Abhängigkeit vom Wasservorrat (0–30 cm Schicht) in mm (5) und von der Aufnehmbarkkeit des Wassers. FK = Feldkapazität, B3 = Welkepunkt, AW = Aufnehmbares Wasser. Phytomasse: 1 der Krautschicht, 2 von *Aegopodium podagraria*, 3 = *Carex pilosa*, 4 der Ephemeroide, 5 (s. oben Wasservorrat).

Die unterirdischen Organe der Kräuter liegen im Boden nicht tiefer als 30 cm; die Hauptmasse befindet sich in 10–12 cm Tiefe und ihre Masse ist etwa gleich 1 t ha^{-1} an Trockensubstanz, wobei 76% auf die Rhizome von *Aegopodium* und 2% auf die von *Carex pilosa* entfallen, 22% auf die Organe der Ephemeroide.

Somit macht die gesamte Phytomasse $1,7 \text{ t ha}^{-1}$ aus (0,7 oberirdische Krautmasse und 1,0 unterirdische). Obgleich es sich um keine große Masse handelt, so spielt sie doch im Stoffkreislauf eine bedeutende Rolle, weil der Umsatz sehr rasch abläuft, insbesondere bei den Ephemeroide, deren oberirdische Teile bereits nach kurzer Zeit abgebaut sind.

4.2.2 Phytomasse und Stoffproduktion des Eichenmischwaldes in der Waldsteppe

Der Anteil, den die Krautschicht zu der Phytomasse und zu der Produktion des gesamten Waldbiogeozöns beiträgt, ist nur gering und das gilt bei dem «Wald an der Worskla» auch für die Strauchschicht und den Baumjungwuchs. Denn diese wachsen unter denselben ungünstigen Lichtverhältnissen wie die Sommerpflanzen der Krautschicht. Zwar schlagen die Sträucher und der Jungwuchs 1–2 Wochen früher aus

Tab. 10: Photosynthese der Sträucher und des Baumjungwuchses an wolkenlosen Tagen.

Holzart	Intensität der Photosynthese in $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$				
	10. V	14. V	28. VI	11. VII	2. VIII
<i>Euonymus verrucosa</i>	3,4	9,5	1,5	0,6	0
<i>Tilia cordata</i>	7,0	7,1	0,8	1,0	0
<i>Acer platanoides</i>	16,0	9,3	1,7	0,9	0
<i>Ulmus montana</i>	11,2	–	0,8	1,2	0

als die Baumschicht, aber die jungen, noch bleichen Blätter können diese günstigen Wochen nicht ausnutzen, weil sie kein CO_2 assimilieren, sondern sogar CO_2 ausscheiden. Einige ergänzende Messungen im Jahre 1971 bestätigen diese Angaben nur teilweise und zwar bei hohen Temperaturen von $25\text{--}27^\circ\text{C}$. Sonst ließ sich in einzelnen Fällen ein gewisses, aber nur sehr geringes Frühjahrsmaximum der Photosynthese feststellen, dem jedoch keine größere Bedeutung zukommt (vgl. Tab. 10).

Die Sommerwerte der Photosynthese sind bei dem holzigen Unterwuchs sehr niedrig, und in der Trockenperiode (August) läßt sich eine CO_2 -Assimilation überhaupt nicht nachweisen. Diese Feststellung bestätigt den unterdrückten Charakter dieser Schicht. Nur an lichterem Stellen entwickelt sie sich besser.

Die Kurve der Netto-Assimilation sieht bei den Baumpflanzen ganz anders aus, als bei den Waldbodenarten, weil die Blätter im oberen Teil der Krone stets das volle Tageslicht erhalten. Die CO_2 -Assimilation beginnt im Mai mit der Belaubung und verläuft mit hohen Werten bis in den September. Selbst bei beginnender Vergilbung wurden noch positive Werte gemessen. Die maximalen Werte erhält man im Hochsommer (Abb. 31). Sie liegen bei Berechnung

pro dm^2 etwas unter denen der meisten Kräuter; doch muß man berücksichtigen, daß bei der Eiche etwa 30 % der Blattfläche auf die Blattadern ohne Assimilationsgewebe entfallen, während es bei den krautigen Arten nur 10–15 % sind.

Wenn man den Eichenwald als ein Ökosystem betrachtet, so zeigt die Untersuchung der Photosynthese, daß diese bei den einzelnen Synusien eine zeitliche und räumliche Abstimmung aufweist, durch die eine maximale Produktion gewährleistet ist.

Gemessen wurde: 1) die Phytomasse und ihre Schwankungen im Laufe der Jahreszeiten sowie von Jahr zu Jahr, 2) der Phytomassezuwachs (als Netto-Produktion bezeichnet), 3) der Abfall, d. h. der absterbende Teil der primären Produktion, der mit dem Holzzuwachs die primäre Produktion ergibt. Die Atmungsverluste wurden nicht berücksichtigt, so daß die Brutto-Produktion unbekannt bleibt.

Für die Ermittlung der Phytomasse und des Zuwachses der Bäume ging man von Korrelationsbestimmungen an Modellbäumen aus. Die Feststellung der oberirdischen Phytomasse der Krautschicht wird dadurch erschwert, daß zu keiner Jahreszeit die gesamte Phytomasse gleichzeitig erfaßt werden kann, weil im Sommer die Ephemeroiden nicht mehr vorhanden sind. Dazu kommt die große Heterogenität der Krautschicht in Laubwäldern. Die Bestimmung wurde getrennt nach den einzelnen Gruppen zur Zeit ihrer maximalen Entwicklung vorgenommen. Die Hauptmasse entfällt auf die Ephemeroiden, *Aegopodium* und *Carex pilosa* (Abb. 29).

Noch schwieriger ist die Feststellung der unterirdischen Phytomasse, die geringere Genauigkeit bei solchen Messungen ist allgemein bekannt. Bei den Modellbäumen verschiedenen Alters wurden die Beziehungen zwischen Stammholzmasse, Rinde, Zweigen und Wurzelsystem ermittelt. Außer dem Altbestand diente zum Vergleich auch ein 80jähriger bewirtschafteter

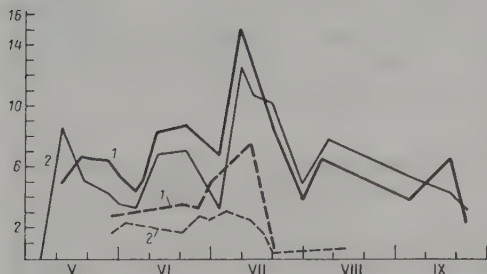


Abb. 31: Photosynthese der Blätter einer 300jährigen Eiche in mg CO_2 pro dm^2 und Stunde zwischen Mai (V) und September (IX). Ausgezogene Linie = im Jahr 1970, gestrichelte = 1971, 1 = im oberen Teil der Krone, 2 = im unteren.

teter Eichenbestand in unmittelbarer Nachbarschaft. Die Ergebnisse für den Altbestand faßt die Tab. 11 zusammen.

Der geringere Anteil der Stämme an der Holzmasse in der Schicht I ist darauf zurückzuführen, daß bei alten Eichen die Masse der großen Äste sehr erheblich ist; ein Ast hat oft dieselbe Masse wie der Stamm einer jüngeren Eiche, wird aber nicht zur Stammholzmasse, sondern zur Astmasse gerechnet.

Die starke Verzweigung der Linde in der Schicht II führt dazu, daß die Masse aller einjährigen Triebe größer ist als der Zuwachs der Stämme und Äste dieser Art ($= 0,64 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$).

Insgesamt ist die oberirdische Phytomasse der Baumschichten des alten Eichen-Linden-Bestandes mit $307 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ sehr groß, ebenso die jährlich an Blättern, Zweigen und Holz neu gebildete Masse (ohne Jungwuchs) von $8,24 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, aber sie übertrifft den jährlichen Abfall nur sehr wenig. Denn der Nettozuwachs an Holzmasse ist bei dem Altbestand nicht hoch, weil hier ein bedeutender Abgang an totem Stamm- und Astholz stattfindet. Aufgrund von 10jährigen Beobachtungen kann man ihn im Mittel mit $2,2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ veranschlagen, was etwa dem Zuwachs an Stamm- und Astholz in der Schicht I und II entspricht, d. h. daß der Altbestand sich schon den Verhältnissen in einem Urwald nähert, bei dem die stehende Phytomasse über einen längeren Zeitraum hinweg konstant bleibt. Im Gegensatz dazu war im 80jährigen Vergleichsbestand noch ein ansehnlicher Holzzuwachs von $4,16 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{a}^{-1}$ ohne wesentlichen Abgang vorhanden.

Berechnet man die unterirdische Phytomasse, die nach der aus großen Erdmonolithen isolierten Wurzelsysteme der Modellbäume ermittelt wurde, so erhält man $125 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ an Trockensubstanz. Im einzelnen sind die verschiedenen Komponenten der unterirdischen Phytomasse bis zu einer Tiefe von 170 cm getrennt ermittelt worden und zwar grobe Wurzeln ($\varnothing > 10 \text{ mm}$), dünne ($\varnothing 1\text{--}10 \text{ mm}$) und sehr feine (\varnothing etwa $0,5 \text{ mm}$). Von letzteren sind $\frac{2}{3}$ in den oberen 20 cm des Bodens enthalten und $\frac{3}{4}$ in den oberen 50 cm. Von der Gesamtmasse der feinen Wurzeln entfallen 80 % (bis 90 %) auf die der Baumarten, wobei von diesen sogar 76 % in den obersten 20 cm des Bodens konzentriert sind.

Die ober- und unterirdische Phytomasse zusammen beträgt für die Baumschichten des Eichenmischwald-Altbestandes (nach Tab. 11) $432 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ an Trockenmasse. Die unterirdische

Phytomasse macht 30 % der gesamten Phytomasse aus.

Der Baumjungwuchs hat mit $1,6 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ nur eine sehr geringe Phytomasse, wobei der Hauptteil auf den Ahornjungwuchs entfällt. Auch die jährliche Produktion von $0,7 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ entspricht nur etwa der Krautschichtproduktion. Die Strauchschicht fällt überhaupt nicht ins Gewicht.

Ergänzend wurden bei Bäumen alle 10 Tage Messungen des Stammdurchmessers ausgeführt. Die Zunahme des Durchmessers ist im Mai infolge der einsetzenden Kambiumtätigkeit sehr ausgeprägt. Die Schwankungen im Laufe der Vegetationszeit zeigen eine gute Korrelation nicht zu den Niederschlägen, sondern zu der Menge des ausnutzbaren Wassers im Boden. Im Spätsommer tritt im Zusammenhang mit der Dürre eine auffallende Schrumpfung der Stämme ein.

Zum Vergleich bringen wir noch Angaben von einem 80jährigen Eichenbestand: Die gesamte Phytomasse der Baumschicht, in der die Eiche absolut vorherrscht, beträgt $314 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, davon entfallen auf die unterirdische $64 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, also etwa 20 %. Nach dem 1955 durchgeführten Pflegehieb ist der Kronenschluß 80–90 %. Der jährliche Stamm- und Astzuwachs beträgt $4,16 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, mit den Blättern und Jahrestrieben $7,76 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$. Der Jungwuchs entwickelt sich in dem relativ lichten Wald gut. Seine Phytomasse beträgt $7,9 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$; er besteht hauptsächlich aus Linde und Ahorn. Dagegen ist die Strauchschicht mit $0,1 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ nur kümmerlich. Die unterirdische Phytomasse ist viel geringer als beim Altbestand, weil die alten großen, vom Stamm abgehenden Wurzeln fehlen. Die Krautschicht ist besser ausgebildet mit einer oberirdischen Phytomasse von $0,8\text{--}0,9 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$. Der Anteil von *Carex pilosa* beträgt 40–45 %, von *Aegopodium* nur 8–10 %, dazu 6 % Ephemeroide und 10–12 % an anderen Arten. *Carex pilosa* überwiegt stets in den lichten Beständen.

4.2.3 Kurzer Kreislauf: Die Streuschicht (Zusammensetzung und Abbau)

Beim Eichenmischwald beträgt die jährlich zu Boden fallende Streumenge je nach Witterung und Bestandesalter $3,5\text{--}5 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$. 15–20 % davon sind Abfall der Krautschicht (Tab. 12), der während der ganzen Vegetationszeit anfällt und sich sehr rasch zersetzt, also nicht in die Streuschicht gelangt.

Tab. 11: Phytomasse der Baumschichten mit dem Baumjungwuchs sowie deren oberirdischer jährlicher Zuwachs (Zahlen in t·ha⁻¹).

Schicht	Zahl d. Bäume pro ha	Stammquerschnitte m ² ·ha ⁻¹	Phytomasse Stämme	Zweige u. Äste	Triebe (einjährige)	Blätter	Insgesamt	Primäre Produktion
I	15	12,50	100,85	46,65	0,18	1,16	148,84	2,49
II	90	17,97	105,10	18,35	0,72	1,58	125,75	2,94
III	495	4,67	22,06	2,93	0,10	0,86	25,95	2,81
Jungwuchs	7130	0,97	2,83	3,21	0,02	0,10	6,16	0,70
Oberirdische Phytomasse			230,84	71,14	1,02	3,70	306,70	8,94
Unterirdische Phytomasse							124,93	nicht bestimmt
Gesamte Phytomasse			(Sämlinge mit 0,01 weggelassen)				431,63	

Tab. 12: Zusammensetzung des Abfalls in verschiedenen Jahren (aus GORYSCHINA et al. 1974).

Probe- fläche	Beobach- tungs- jahr	Abfall der Bäume		Abfall der Krautschicht				Insgesamt	Anteil der Krautschicht in %
		Blätter	Zweige	Insgesamt	Ephemeroide	Aegopodium	Carex pilosa		
300jähr. Eichen- wald	1966	3760	230	3990	250	270	70	710	15,1
	1967	3660	230	3890	160	320	120	790	16,7
	1968	3550	220	3770	190	340	290	910	19,4
	1969	3057	225	3282	220	270	220	729	20,0
	1970	3523	268	3791	250	310	200	840	18,2
	1971	3568	373	3941	200	240	220	769	16,2
80jähr. Eichen- wald	1966	3560	149	3700	80	120	400	680	15,2
	1967	3470	139	3600	70	120	570	840	18,9
	1968	3530	149	3670	70	70	650	830	18,4
	1969	3016	68	3084	90	70	550	780	20,1
	1970	2957	188	3145	70	80	660	860	21,4
	1971	3380	170	3550	100	120	530	890	20,0

Man erkennt, daß der Abfall bei beiden Beständen sich quantitativ kaum unterscheidet, nur im Jahre 1969 (beim 80jährigen auch 1970) ist die Menge geringer. Der Anteil des Abfalls aus der Krautschicht schwankt zwischen 15,1 und 21,4%. Auf die kleinen Zweige entfallen 2–9%, auf die Früchte 1–5%, wobei letztere beim jüngeren Bestand stets etwas stärker vertreten sind.

Der Anteil der Eichenstreu ist mit 45–50% beim Altbestand gegenüber den 64–68% des 80jährigen Bestandes kleiner. Auf die Linde entfallen beim Altbestand 16% und auf den Ahorn 12%. Die entsprechenden Zahlen beim Vergleichsbestand sind: Linde 3–5%, Ahorn 20–26% und Ulme 4–6%.

Über den Beginn und das Maximum des Streufalls gibt Abb. 32 Auskunft, über den Laubfall der einzelnen Baumarten die Abb. 33. Die Eiche wirft das Laub meist etwas später ab, oft noch im November.

Die chemische Zusammensetzung der Streu (Stickstoffgehalt und Aschenelemente) ist aus Tab. 13 zu ersehen. Ihrer Menge nach ordnen sich die Aschenelemente in folgender Reihe an:

$\text{CaO} > \text{SiO}_2 > \text{N} > \text{K}_2\text{O} > \text{P}_2\text{O}_5 > \text{MgO} = \text{Al}_2\text{O}_3 > \text{Fe}_2\text{O}_3 = \text{MnO}$

Im Altbestand ist die frische Streu reicher an N, P_2O_5 , K und Ca, aber ärmer an SiO_2 und Al_2O_3 . Ein größerer Gehalt an N und ein geringerer an SiO_2 erleichtert die Zersetzung. Deshalb ist die Streuschicht im Altbestand immer deutlich weniger mächtig als im 80jährigen. Sehr reich an Kalium ist die Streu der Krautschicht; aus ihr stammen 58% des mit der Streu dem Boden zugeführten Kaliums.

Das Maximum der Trockenmasse der Streuschicht ist im April mit $4,7\text{--}10,0 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$. Im Laufe der Vegetationszeit nimmt die Streumenge ste-

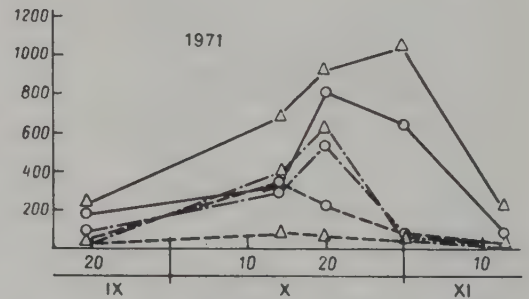
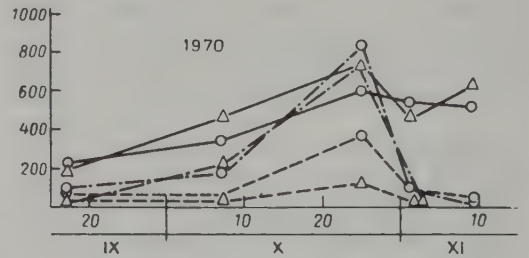
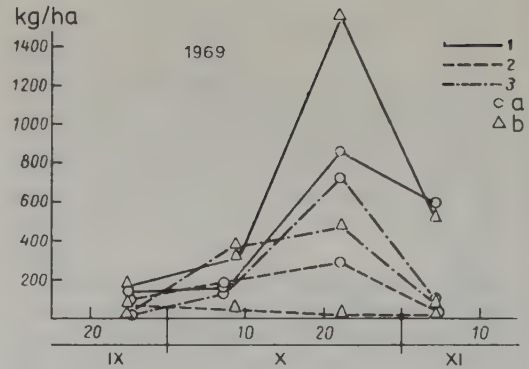


Abb. 33: Streufall getrennt nach einzelnen Baumarten: a im 300jährigen Bestand, b im 80jährigen; 1 Eiche, 2 Linde, 3 Ahorn.

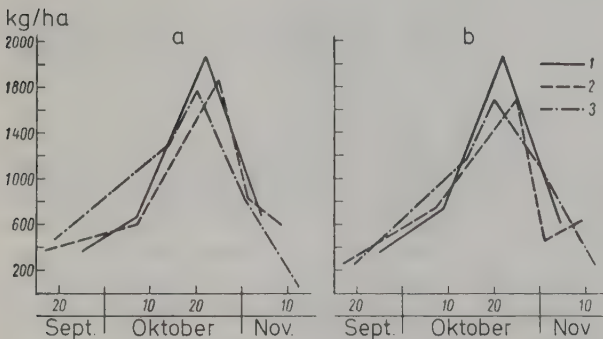


Abb. 32: Gesamter Streufall in Eichenbeständen: a = bei dem 300jährigen Bestand, b = bei dem 80jährigen; 1 = 1969, 2 = 1970, 3 = 1971.

Tab. 13: Die jährlich mit der Streu dem Boden zugeführten Stoffe und Elemente (aus GORYSCHINA et al. 1974) in $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$

Probefläche	Untersuchte Objekte	abs. Trocken- masse	N	SiO ₂	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	P ₂ O ₅	CaO	MgO	K ₂ O	MnO	Gesamt- asche
300jähr. Eichenwald	Streu der Baumschicht	3520,0	51,0	61,6	5,6	7,7	18,0	109,5	10,2	28,9	4,9	246,4
	Blätter											
	Zweige	258,0	1,9	1,3	0,4	0,9	0,5	9,2	0,1	1,9	0,2	14,6
	Insgesamt	3778,0	52,9	62,9	6,0	8,6	18,5	118,7	10,3	30,8	5,1	261,0
	Streu der Krautschicht	212,0	10,8	2,9	0,2	0,7	2,0	3,2	1,0	11,8	0,2	22,0
	Ephemeroide											
	<i>Agropodium</i>	292,0	6,4	4,7	0,2	1,7	3,5	4,6	1,2	19,8	0,1	35,8
80jähr. Eichenwald	<i>Carex</i>	187,0	4,9	7,6	0,2	0,9	1,3	1,6	0,7	4,7	0,1	17,1
	Andere	114,0	3,2	2,2	0,1	0,6	1,0	2,2	0,7	6,3	0,0	13,1
	Insgesamt	807,0	25,3	17,4	0,7	3,9	7,8	11,6	3,6	42,6	0,4	88,0
	Gesamte Streu	4585,0	78,2	80,3	6,7	12,5	26,3	30,3	13,9	73,4	5,5	349,0
	Anteil der Krautstreu in %	17,5	32,3	21,7	10,4	31,1	29,6	8,9	25,9	58,0	7,3	25,2
	Streu der Baumschicht	3320,0	44,5	61,1	5,0	9,6	15,6	97,9	10,6	28,9	5,3	234,0
	Blätter											
	Zweige	140,0	1,0	0,7	0,2	0,5	0,2	0,2	0,1	1,0	0,1	7,8
300jähr. Eichenwald	Insgesamt	3460,0	46,5	61,8	5,2	10,1	15,8	102,9	10,7	29,9	5,4	241,8
	Streu der Krautschicht	80,0	4,1	1,1	0,1	0,3	0,8	1,2	0,4	4,4	0,1	8,4
	Ephemeroide											
	<i>Agropodium</i>	96,0	2,1	1,6	0,1	0,6	1,2	1,5	0,4	6,5	0,1	12,0
	<i>Carex</i>	560,0	14,8	22,7	0,5	2,7	3,8	4,8	2,0	14,2	0,2	50,9
	Andere	76,0	2,1	1,5	0,1	0,4	0,7	1,5	0,4	4,2	0,1	8,9
	Insgesamt	812,0	23,1	26,9	0,8	4,0	6,5	9,0	3,2	29,3	0,5	80,2
80jähr. Eichenwald	Gesamte Streu	4272,0	69,6	88,7	6,0	14,1	22,3	111,9	13,9	59,2	5,9	322,0
	Anteil der Krautstreu in %	19,0	33,2	30,3	13,3	28,4	29,1	7,8	23,0	49,5	8,5	24,9

tig ab, und im Oktober ist nur noch die Hälfte bis ein Drittel vorhanden ($2\text{--}4,5\text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$). Ein gewisser Teil der Streu wird schon im Winter unter dem Schnee abgebaut (bis zu $2,5\text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$). Nur wenn der Boden gefroren ist, bleibt die ganze Streu bis zum Frühjahr erhalten.

Um die Geschwindigkeit des Abbaus der Streu verschiedener Baumarten festzustellen, wurden locker gewebte Säckchen aus Kunststoff im Spätherbst in natürlicher Lage (Streuschicht) im Walde ausgelegt und nach 4,7 und 12 Monaten analysiert. Die Verluste nahmen bei diesem Versuch in folgender Reihenfolge zu: Eiche < Ahorn < Linde < Esche

Die Streu der Krautschicht wird viel rascher abgebaut, wobei die Abnahme an organischer Substanz größer ist als an Aschenbestandteilen. Von letzteren wird Kalium besonders rasch aus der Streu ausgewaschen, während Stickstoff und in noch höherem Maße Calcium lange zurückgehalten werden.

Ergänzend konnte aufgrund von Lysimeterversuchen die chemische Zusammensetzung des aus den oberen Horizonten sickern den Bodenwassers bestimmt werden.

Im Sommer bewegt sich meist kein Wasser aus dem Humushorizont tiefer hinunter. Aber bereits innerhalb des Humushorizontes nimmt die Konzentration des Sickerwassers mit der Tiefe rasch ab. Aus dem B-Horizont wird praktisch nichts entfernt.

Das Lysimeterwasser reagiert schwach sauer und die Konzentration gelöster Anteile ist sehr niedrig ($150\text{--}300\text{ mg pro Liter}$), etwa 2–3 mal niedriger als die Konzentration des Fluß- und Grundwassers im Untersuchungsgebiet.

Der Gehalt an Kalium ist relativ hoch, das Verhältnis Ca/K entspricht dem in der Streu. Von den Anionen überwiegt das Hydrocarbonat-Ion. Die Lösung ist durch Humuskolloide, deren Menge meist 150 mg im Liter ausmacht, leicht gelb gefärbt, im Sommer, wenn der Gehalt besonders hoch ist, sogar braun.

Nicht flüchtige Säuren, die für podsolierte Böden bezeichnend sind, findet man in der Bodenlösung nur im Herbst bei tiefen Temperatu-

ren. Folgende Mengen an Nährstoffelementen und organischen Säuren wurden aus der Streu von Mai 1968 bis April 1969 dem Boden zugeführt (Tab. 14).

Diese Mengen an Aschenbestandteilen entsprechen etwa denen, die in der abfallenden Streu enthalten sind, während von den organischen Stoffen der Streu nur etwa 10% mit dem Gravitationswasser ausgewaschen werden, 90% unterliegen einer langsamen Mineralisation über Humusstoffe.

Bei der Mineralisierung der Stickstoffverbindungen entsteht, wie zu erwarten ist, vor allem Stickstoff in der Ammoniumform. Das Nachlieferungsvermögen der Böden an mineralischem Stickstoff wurde nicht bestimmt. Auf die Bedeutung dieses Standortfaktors hat vor allem ELLENBERG (1977) hingewiesen.

4.2.4 Langer Kreislauf: Die Herbivoren des Eichenmischwaldes

Im Eichenmischwald der Waldsteppe wurden die Nagetiere als absolut vorherrschende Gruppe genauer untersucht. Die Zahl der Nager kann in den einzelnen Jahren von 70–90 bis 400–500 je ha schwanken.

Die vorliegende Untersuchung befaßte sich mit der Einwirkung der Nager auf die Krautschicht, daneben aber auch mit der Beeinflussung der Strauch- und Baumschicht. Dabei mußte auf Ergebnisse im Laboratorium zurückgegriffen werden. Die Versuche im Walde wurden auf einer 9 ha großen Fläche, $300\times 300\text{ m}$, die direkt an die Probefläche anstieß, durchgeführt.

In den Jahren 1967–69 erhielten insgesamt 5178 Nager eine Markierung, darunter 4283 von der Art *Clethrionomys glareolus* (Waldwühlmaus), 2 von *Microtus (Pitymys) subterraneus* (Europ. Kleinwühlmaus), 864 von *Apodemus (Sylvaemus) flavicollis* (Gelbhalswaldmaus) und 30 von *Apodemus agrarius* (Acker-Brandmaus). Die Zahl der Nager betrug von April–Oktober 1968 pro Hektar je Monat nur 22–110, wobei *Microtus* und *Apodemus agrarius* ganz fehlten.

Tab. 14: Menge der aus der Streuschicht in den Boden gelangenden Elemente in $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$

Jahreszeit	Ca	Mg	K	P	Organische Stoffe
Mai–September 1968	56	8	42	9	302
September–April 1969	31	12	12	4	90
Insgesamt in einem Jahr	87	20	54	13	392

Die Feststellung der Pflanzenarten, die gefressen werden und die Menge der täglich aufgenommenen Nahrung erfolgte in Käfigen, möglichst unter Standardbedingungen. Da jedoch die Nahrungsaufnahme sehr stark vom Geschlecht, dem Alter, dem physiologischen Zustand der Tiere sowie von dem Frischzustand der Nahrung und dem Vorhandensein von Wasser abhängt, ist die Übertragung der Ergebnisse auf die natürlichen Verhältnisse im Walde nur begrenzt möglich.

Clethrionomys wurde mit 35 krautigen Wald- und Wiesenarten ernährt. Diese Nagetierart fraß grünes Futter sehr gern, nur *Galium verum* rührte sie nicht an; von den anderen wurden die Blüten bevorzugt, an zweiter Stelle die Blätter; Stengel dagegen fraß sie ungern. Die beliebtesten Arten waren: *Polygonatum*, *Anthriscus sylvestris*, *Glechoma hederacea*, *Stachys sylvatica*, *Taraxacum officinale*, aber auch *Cichorium intybus* und *Lapsana communis*.

Apodemus flavicollis, dem dieselben Arten vorgelegt wurden, rührte 11 Arten nicht an.

Die Blätter der Bäume und Sträucher fraß *Clethrionomys* alle, am liebsten die von *Tilia*, *Crataegus*, *Euonymus* und *Viscum*. Die Rinde wurde nur von Linde und Esche angenagt, doch genügte diese Kost allein nicht – die Tiere gingen nach einigen Tagen ein. Vielleicht ist sie im Winter gehaltreicher. *Apodemus flavicollis* lehnte diese Kost fast ganz ab.

Es ist bekannt, daß durch die Nager die Samen der Holzarten vernichtet werden. Die verabreichten Samen fraßen die Nager gerne, nur die von *Crataegus* lehnte *Apodemus flavicollis* ab. Frische Samen sind beliebter als trockene, Beeren, Früchte, Zwiebeln, Knollen und Pilze sind eine beliebte Kost; bei letzteren nur die Hüte. Das Moos *Leucodon* und die Gallen auf Eichenblättern werden kaum gefressen, die letzteren nur von *Clethrionomys*.

Besonders schwierig ist die quantitative Bestimmung des Nahrungskonsums. Aufgrund der durchgeführten Versuche wurde berechnet, daß die Nager von der Krautschicht nur 1 % der Phytomasse verzehren, also einen sehr geringen Anteil. Doch könnte der Konsum im Freien größer sein, da die Tiere viel Energie für die Fortbewegung brauchen. Andererseits ernähren sich die Tiere im Walde mehr von Früchten und Pilzen, so daß der Konsum an grüner Masse vielleicht geringer ist. Aber der Schaden, den die Krautschicht erleidet, beschränkt sich nicht auf das Abfressen, sondern es können dabei

Beschädigungen eintreten, die ein Welken oder Eingehen der Pflanze nach sich ziehen. Außerdem werden Vorräte angelegt, die nur zum Teil oder gar nicht verwendet werden, wobei jeweils für einen Vorratshaufen 20–45 g an Trockenmasse (im Mittel 30 g) gebraucht werden. Pro Hektar wurden 1968 im Mittel 250 solcher Vorratsnester gezählt.

Von Bedeutung ist auch die wühlende Tätigkeit der Nager. In der Zeit von Juni bis August 1967 konnte man pro Hektar im Mittel zählen: 3350 Eingänge zu den unterirdischen Bauen, 2525 ausgeworfene Erdhaufen mit einem Volumen von 2,84 m³, die 1,18 % der Fläche bedeckten, 2900 m Gesamtlänge der oberirdischen Wege und 7900 m von unterirdischen, die zusammen 3,4 % der Fläche einnahmen und ein Volumen der oberirdischen von 2,33 m³ und der unterirdischen von 6,35 m³ besaßen. Das entsprach 0,87 % des Volumens einer Bodenschicht von 10 cm Tiefe.

Die vielen Gänge können ein Austrocknen des Bodens und der Pflanzenwurzeln verursachen; andererseits wird durch sie das Einsickern des Regenwassers erleichtert. Die Wühlarbeit verändert auch die Bodenstruktur und den Bodenchemismus. Die ausgeworfene Erde ist reicher an Nährstoffelementen, aber auch an Humus; ihre Reaktion ist neutral, und der Abbau von Pflanzenteilen wird durch die bessere Durchlüftung des Bodens beschleunigt, so daß eine Mullbildung erfolgt. Auch das beeinflußt die Waldvegetation.

Eine negative Wirkung wird auf die Verjüngung der Holzarten durch Vernichtung der Samen und die Beschädigung des Jungwuchses ausgeübt. Beobachtungen auf der Probefläche ergaben, daß im August die unreif abfallenden Eicheln kaum gefressen werden. Ihr Verzehr steigert sich mit zunehmender Reife immer mehr, insbesondere Mitte September. Später ist der Abwurf der reifen Eicheln so stark, daß ihr Verbrauch sich kaum auswirkt. Im Spätherbst, Ende Oktober–November bis kurz vor dem Schneefall werden sie immer intensiver für die Anlage von Vorräten gesammelt.

Laboratoriumsversuche ergaben, daß ein Tier etwa 9 g Eicheln pro Tag verzehrt. Im Freien dienen die Eicheln 210 Tage als Hauptnahrungsmittel (von September bis März). 1968 überwinterten 25 Nager pro Hektar. Daraus läßt sich errechnen, daß 47 kg ha⁻¹ an Eicheln verzehrt wurden. Leider hat man die von den Bäumen abgefallene Eichelmenge nicht be-

stimmt, doch muß berücksichtigt werden, daß nur ein Teil der in den Vorratskammern eingelegten Eicheln als Nahrung verwendet wird. Ein Nager vermag 10–13 kg an verschiedenen Samen in die Vorratskammern zu schleppen.

Was die Beschädigung der meist überzähligen Baumsämlinge im Frühjahr anbelangt, so wurde festgestellt, daß bis zu 46,5 % der Ahornsämlinge durch Beschädigung abstarben, bei Eichen waren es 30 %, bei Linden 27 % und bei Ulmen 8,4 %. Diese Feststellungen wurden in der Waldsteppe im Bereich des Tellermann'schen Waldes gemacht. Bei starker Vermehrung können selbst 15jährige Bäume beschädigt werden.

Die Einwirkung auf alte Bäume besteht darin, daß einige Nager ihre Nestkammern in Löchern an der Stammbasis oder auch in hohlen Stämmen bzw. in Höhlungen der Astgabeln anlegen, wobei durch die Exkremente oder durch die sich zersetzenden Nahrungs- und Streureste die Fäulnis des Holzes begünstigt wird, was schließlich zum Absterben der Äste und ganzer Bäume führt.

Auf einer Fläche von 0,5 ha wurden im Eichen-Altbestand 16 Nester in hohlen Stämmen 8–14 m über dem Boden gefunden. Ein vom Sturm geworfener Baum enthielt ein Nest in 23–24 m Höhe in einem 65–75 cm tiefen Loch, das zu einem Drittel mit Exkrementen von *Apodemus flavicollis* und Eichelabfällen angefüllt war.

Ähnliche Verhältnisse finden wir bei anderen Waldtypen. Im immergrünen Nadelwald fehlen die verschiedenen Lichtphasen am Waldboden. Die Zahl der Synusien in der Krautschicht ist geringer. Meist überwiegen die an einen nährstoffarmen Rohhumusboden angepaßten sommergrünen oder immergrünen Zwergsträucher mit Mykorrhiza. Der Boden wird von keiner Laubstreuschicht bedeckt, so daß es zur Ausbildung einer dichten Moosschicht kommt, deren Produktion man auch berücksichtigen muß.

Im tropischen Urwald ist es sehr schwierig, die Holzproduktion zu bestimmen, weil die Bäume keine Jahresringe aufweisen. Es ist deshalb notwendig, den Dickenzuwachs der Baumstämme direkt zu messen. In der Kronenschicht sind Teilökosysteme aus dichten Nestern der Epiphyten vorhanden mit einem eigenem Stoffkreislauf. Auch der Zuwachs der einzeln wachsenden Epiphyten darf nicht vernachlässigt werden. Aber die Hauptschwierigkeit ist

die große Heterogenität der echten Urwälder. Sie sind meistens ein Makromosaik von einzelnen Entwicklungsphasen (vgl. 7.1). Für die Untersuchung eignet sich am besten die Optimalphase.

4.3 Ökosysteme mit krautiger Vegetation

Anfangs hatte man hauptsächlich Laubwald-ökosysteme untersucht, aber in letzter Zeit auch solche mit krautiger Vegetation. Unter diesen spielen großflächig die Grasbestände die Hauptrolle, die als zonale Vegetation die Steppen (in Nordamerika Prärien genannt) bilden. Wiesen und Sümpfe mit Graminiden sind dagegen Pedobiome.

Im Gegensatz zu den Wäldern stirbt bei den krautigen Ökosystemen in der gemäßigten Zone die ganze oberirdische Phytomasse jedes Jahr ab und wird im nächsten Jahr neu gebildet. Beim Laubwald fallen nur die Blätter ab, während die holzigen Teile, mit dem Alter zunehmend aus totem Holz bestehend, lange erhalten bleiben.

Bei den meisten Laubbäumen wird die Blattfläche im Frühjahr in kurzer Zeit ausgebildet und bleibt dann im Sommer mehr oder weniger konstant, wenn man von den Johannistrieben, die jedoch unwesentlich sind, absieht. Das Vergilben und der Laubabwurf setzen sehr langsam im Frühherbst ein und erfolgen dann plötzlich Mitte Oktober. Bei einigen Arten, z. B. den *Salix* spp. wachsen die Jahrestriebe den Sommer über dauernd weiter und bilden dabei neue Blätter, bis die ersten Fröste die Triebspitzen abtöten.

Bei den Ökosystemen mit krautiger Vegetation treiben die Sprosse zwar im Frühjahr auch rasch aus, setzen jedoch das Wachstum den Sommer hindurch fort und schließen es meistens zu Beginn der Fruchtreife ab, die bei den einzelnen Arten zu verschiedenen Zeiten erfolgt. Während der ersten vegetativen Phase werden dauernd neue Blätter gebildet, wobei die ersten Frühjahrsblätter fortlaufend absterben und durch oft xeromorphe Sommerblätter abgelöst werden.

Die maximale stehende oberirdische pflanzliche Biomasse (B_{\max}) wird meist im Sommer kurz vor oder zu Beginn der Blüte erreicht, aber ein wesentlicher Teil der Blätter ist dann bereits tot, so daß die Primärproduktion größer ist als

B_{\max} . Da jedoch B_{\max} für die einzelnen Arten zu verschiedenen Zeiten erreicht wird, so ist B_{\max} des ganzen Bestandes bedeutend niedriger als die Summe von B_{\max} der einzelnen Arten. IWAKI (1979) bringt folgendes Beispiel für ein montanes Grasland in Japan:

B_{\max} der dominanten Grasarten wurde im August erreicht, B_{\max} von *Hemerocallis*, *Convallaria* und *Disporum* dagegen schon im Juni und bei anderen Kräutern im Juli. B_{\max} für die Gräser war 180 g m^{-2} , für die frühen Arten 34 g m^{-2} und für die Sommerarten 118 g m^{-2} . Das ergibt zusammen 332 g m^{-2} , was 23 % mehr war als B_{\max} für den gesamten Bestand im August mit nur 270 g m^{-2} . Andere Autoren haben sogar einen Unterschied von 43 % erhalten.

Aber auch die getrennte Bestimmung des B_{\max} für einzelne Arten genügt nicht, vielmehr müssen die vor Erreichung von B_{\max} bereits abgestorbenen Blätter, Sproßteile, vor allem Blätter, ermittelt werden. Dann ist die gesamte oberirdische Produktion oft 2–5mal höher als B_{\max} des Gesamtbestandes. Außerdem treten im Lauf des Sommers Verluste der Blattfläche durch phytophage Konsumenten auf. Diejenigen durch Arthropoden sind normalerweise nur wenige Prozent, aber durch Nagetiere in Steppen und Wüsten meist größer, oft über 10%. Aber wir hatten gesehen, daß solche Verluste sich auf die Produktion in sehr verschiedener Weise auswirken (S. 41 ff.). Noch schwieriger ist es, die unterirdische Produktion von Ökosystemen mit krautigen Pflanzen zu bestimmen. Nur in wenigen Fällen gelingt eine annähernde Bestimmung dieser Größe. Sie kann etwa $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ von B_{\max} des Gesamtbestandes betragen oder $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ der lebenden unterirdischen Phytomasse (vgl. Beispiele bei IWAKI 1979). Deswegen findet man meistens nur Angaben über die oberirdische Produktion von krautigen Beständen.

Eine kurze Zusammenfassung über die Ökologie der Gras-Ökosysteme geben BAZILEVICH und TITLIANOVA (1978). Sie stützen sich dabei auf die sehr ausgedehnten Untersuchungen in den Jahren 1964 bis 1974 an der Versuchsstation «Karatschi» in der Baraba-Niederung (Westasien), werten aber auch die vorliegende Literatur über Graslandökosysteme in der gesamten gemäßigten Zone der nördlichen Hemisphäre aus.

Die Baraba-Niederung hat eine sehr komplizierte Gliederung des Reliefs mit verschiedenen Bodentypen (KOVALEV, ed. 1976):

Auf den etwas höheren Relieftteilen wachsen

zonale Wiesensteppen auf Schwarzerde, im Seengebiet findet man als Pedobiome mooriges Grasland, frische Wiesen und leicht halophile Wiesen, weil es sich um ein schwach semiarides Gebiet handelt.

Das Jahresmittel der Temperatur ist $-0,5^\circ \text{C}$, das vom Juli $18\text{--}19^\circ \text{C}$, im Januar -20 bis -21°C . Die Vegetationszeit mit Temperaturen über 5°C entspricht 160 Tagen. Der Jahresniederschlag beträgt $440\text{--}450 \text{ mm}$, wobei 60–70 % der Niederschläge im Sommer (Mai – September, Maximum im Juli) fallen.

Die potentielle Verdunstung übertrifft etwas die Niederschlagshöhe und ist nur in regenreichen Jahren niedriger. Salzböden mit alkalischer Reaktion treten auf.

In der zusammenfassenden Übersicht werden allgemein folgende Typen von Grasland-Ökosystemen steigender Aridität unterschieden:

- a) Moore, periodisch austrocknend
- b) Steppenähnliche Wiesen
- c) Halophile Wiesen
- d) Steppen

Im folgenden werden die Typen nur mit a–d angegeben. Die Zahlen bedeuten die Trockenmassen in g pro m^2 . Die den Winter lebend überdauernde Phytomasse wird als R (Wurzeln und Rhizome) bezeichnet, wobei zwischen lebender organischer Substanz und toter (Mortmasse = M) schwer zu unterscheiden ist. Die gesamte unterirdische Substanz ist somit $R + M$. Sie stellt die für das Austreiben im Frühjahr notwendige Reserve dar und differiert bei den verschiedenen Grasvegetationstypen weniger als B_{\max} . Die von den Autoren gemachten allgemeinen Feststellungen lauten:

1. Je trockener die Graslandökosysteme sind, desto größer ist R (g m^{-2} in der oberen 50 cm Bodenschicht): $a = 330$, $b = 410\text{--}515$, c nicht bestimmt, $d = 670$.

2. Das Verhältnis $R : B_{\max}$ steigt in derselben Reihenfolge. Es ist: $a = 2,9$, $b = 3,7$, $c = 4,3$, $d = 6,0$; dagegen ändert sich die gesamte ober- und unterirdische Phytomasse nur relativ geringfügig von $a = 600 \text{ g m}^{-2}$ bis $d = 900 \text{ g m}^{-2}$.

3. Das Verhältnis von toter unterirdischer organischer Masse (M) zur lebenden (R), also M/R hängt von der Geschwindigkeit des Abbaus von M ab. Dieser wird durch Versalzung gefördert ($M/R =$ bei halophilen Wiesen (c) = 0,5), bei Trockenheit gehemmt (M/R bei Wiesen (b) = 1,0, bei Steppen (d) = 1,2) und noch

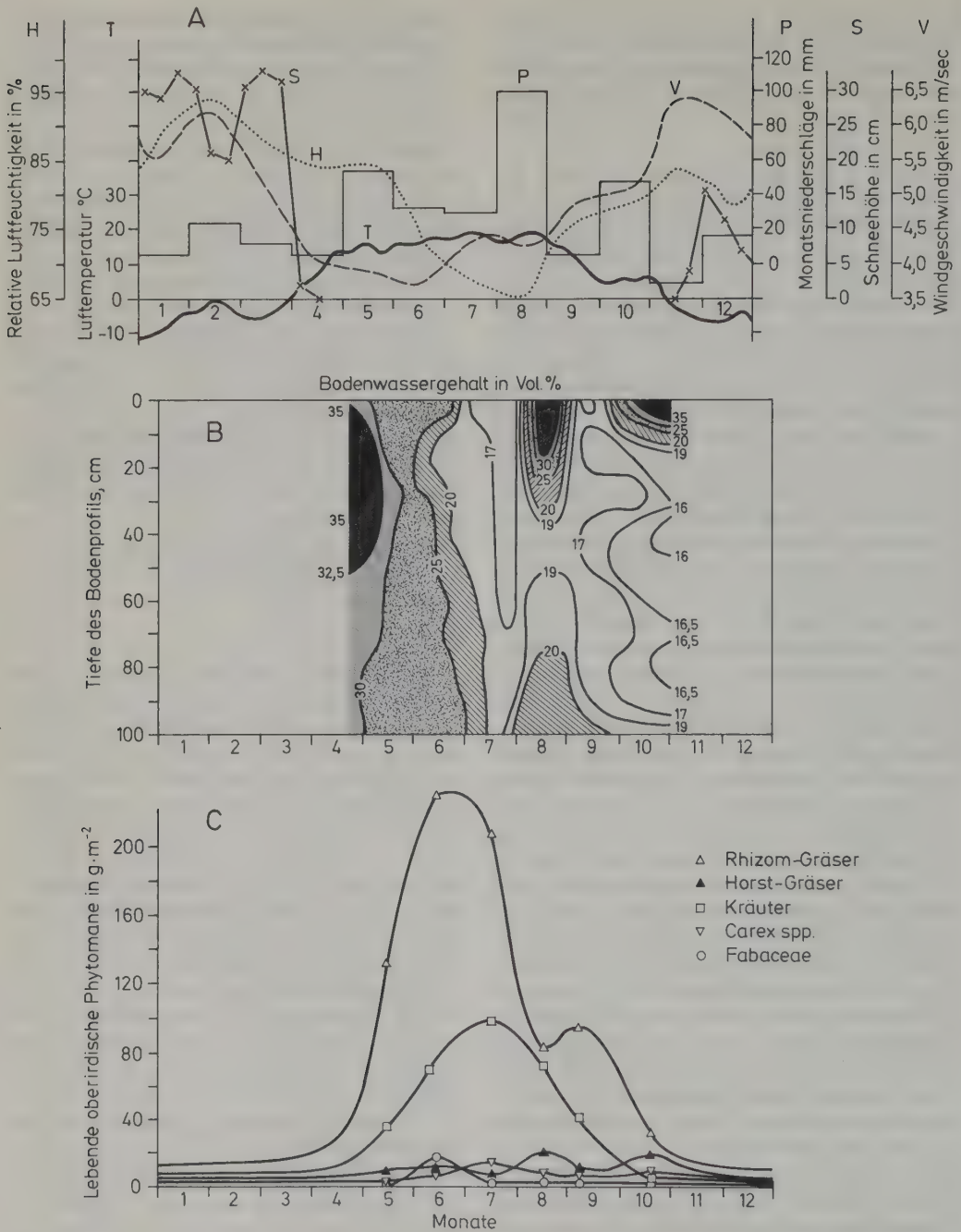
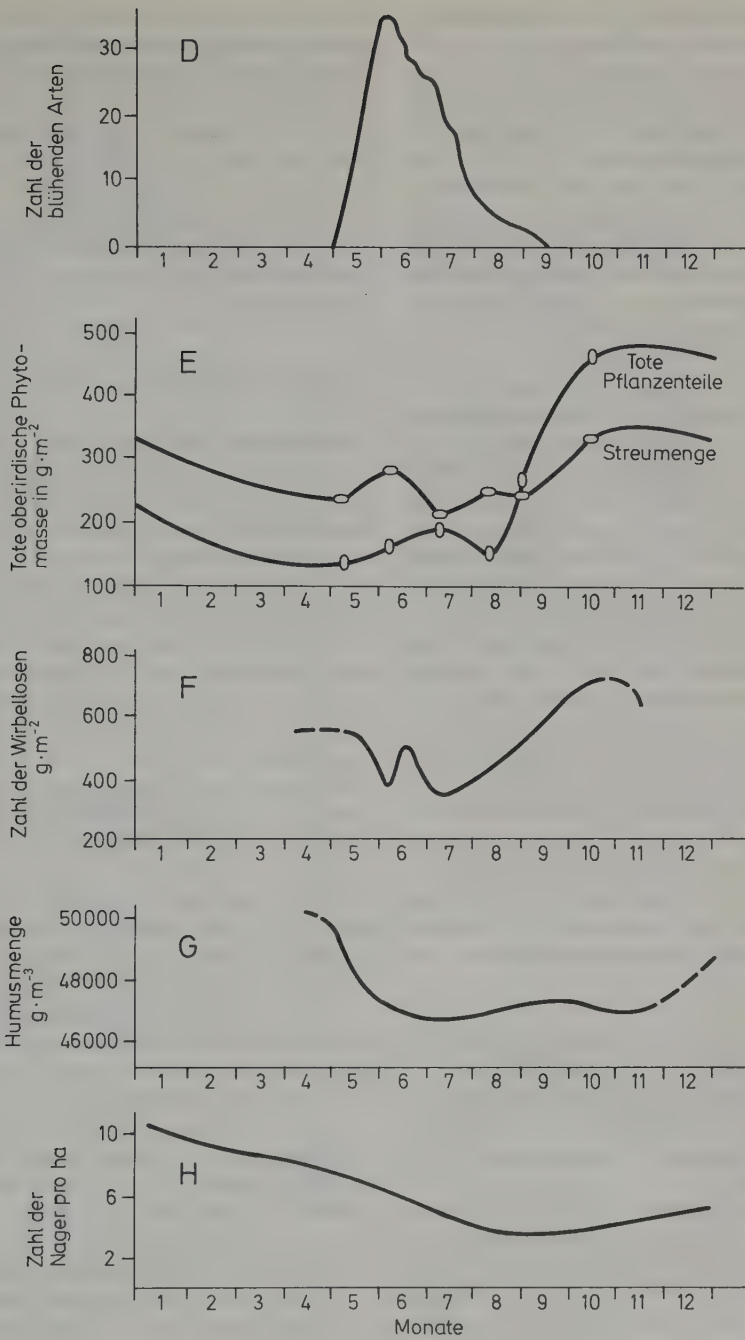


Abb. 34: Gleichzeitige Messung der abiotischen (A, B) und der biotischen Größen (C–H) eines Wiesensteppen-ökosystems im Zentralen Schwarzerdereservat im Jahre 1957. A – meteorologische Faktoren, B – Wassergehalt des Bodens, C – oberirdische Phytomasse, D – Phänologie der Pflanzen, E – tote oberirdische Pflanzenteile, F – Zahl der Wirbellosen, G – Humusmasse, H – Zahl der Nager (vorherrschende Wirbeltiere). Aus FEDOROV und GILMANOV 1980.



stärker gehemmt bei Nässe (M/R bei Mooren (a) = 2,8) wobei sich Torf bilden kann.

Deswegen ist das Verhältnis der gesamten unterirdischen stehenden Phytomasse (R + M): B_{\max} mit 11,2 am höchsten bei a, gegenüber 5,9 bei b sowie 6,4 bei c und 8,6 bei d.

Die Verteilung der lebenden organischen Masse unterscheidet sich somit bei Grasland sehr stark von den Ökosystemen mit holzigen Arten, bei denen die organische Masse sich vor allem oberirdisch anreichert als Holz, insbesondere bei den Wäldern.

4. Was nun die Produktion anbelangt, so ist die oberirdische Primärproduktion bei Waldgesellschaften nur ein Bruchteil der oberirdischen Phytomasse, da von dieser auf die photosynthetisch wichtige Blattmasse nur ein kleiner Teil entfällt. Im Gegensatz dazu ist bei Grasland die oberirdische Primärproduktion (P_o) stets größer als B_{\max} und zwar 1,2–2,2 mal, wobei sie am größten bei den Grasmoores ist und am kleinsten bei den Steppen und halophilen Beständen. Die Mittelwerte von P_o in $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ pro Jahr und die Extremwerte (in Klammern) betragen bei a 370 (214–600), bei b 259 (126–508), bei c 146 (36–224) und bei d 150 (44–360). Die entsprechenden Zahlen für die unterirdische Primärproduktion sind bei a 1880 (850–2920), bei b 650 (126–1240), bei c 320 (120–490) und bei d 356 (200–560). Wie man erkennt, sind die Schwankungen innerhalb einer Gruppe sehr groß. Der kleinste gefundene Wert für die Gesamtproduktion war bei halophilem Grasland (= 466) und der höchste bei Grasmoores (= $2250\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ pro Jahr).

5. Die Erneuerungszeit für die Phytomasse (Umsatz des Kohlenstoffs) ist bei a nur etwa 0,4 Jahre, bei b 0,9, bei c 1,2 und bei d 1,3 Jahre.

Jedes Gramm der CO_2 -assimilierenden Organe erzeugt in der osteuropäischen Laubwaldzone pro Jahr 4–6 g an neuer Biomasse, dagegen in den Steppen 10 g.

Dieser rasche Umsatz des in der Phytomasse enthaltenen Kohlenstoffs ist nach unserer Ansicht wohl die Ursache dafür, daß in der Wiesensteppenzone, wo Wälder und Wiesensteppen unter denselben klimatischen Bedingungen, aber auf verschiedenen Böden wachsen, die Primärproduktion der Steppen etwa gleich derjenigen der Wälder ist.

Die Ökosysteme mit krautiger Vegetation produzieren rationeller, weil sie kein unproduktives Holzgewebe bilden, das nur eine mechanische Funktion ausübt. Deshalb wurden die

höchsten jährlichen Werte der Primärproduktion (kleinflächig) von etwa $40\text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ bei Riesenstauden der Flußauen auf Sachalin erhalten, was jedoch nur möglich ist, weil bei diesen infolge von Seitenlicht der Blattflächenindex 21 erreichen kann (WALTER 1981 nach MOROSOV und BELAYA, dort Literaturangaben).

Die abiotischen und biotischen Verhältnisse in der Wiesensteppe des Reservats im zentralen Schwarzerdegebiet im Jahre 1957 gibt die Abb. 34 wieder.

4.4 Ökosysteme der Wüsten

Auf besondere Schwierigkeiten stößt die Bestimmung der Primärproduktion in Wüstengebieten mit holzigen Pflanzen. In extrem ariden Klimaten sind die Niederschläge nicht nur niedrig, sondern sie weisen von Jahr zu Jahr extrem starke Schwankungen auf. Auf Jahre fast ohne Niederschläge kann dann ein Jahr mit ungewöhnlich hohen Regenmengen folgen, zuweilen auch mehrere gute Regenjahre hintereinander. Die ausdauernden Pflanzen müssen die Dürreperioden überdauern. Wenn es sich nicht um Sukkulenten, sondern um holzige Arten ohne gespeicherte Wasserreserven handelt, so erreichen sie das, indem sie die oberirdisch transpirierende Phytomasse reduzieren, d.h. die meisten Zweige sterben ab, es verbleiben nur wenige lebende mit Erneuerungsknospen, die dann in guten Regenjahren austreiben und die oberirdische Phytomasse wieder vergrößern. An jedem Strauch sieht man deshalb zahlreiche tote Äste, die in Dürrejahren abgestorben sind und viele Jahre am Strauch erhalten bleiben (stehender Abfall). Eine positive Primärproduktion ist somit nur in guten Regenjahren vorhanden, während sie in Dürrejahren oft negativ ist (Verminderung der lebenden Phytomasse). Als Mittel von sehr vielen Jahren wird somit die Primärproduktion der ausdauernden Arten nur wenig über Null sein; kleine Zwergsträucher können sehr alt (selbst weit über 100 Jahre) sein.

In weniger extremen Wüsten mit abwechselnden Dürrejahren und guten Regenjahren wird dabei von russischen Ökologen folgende Methode angewandt, um die mittlere Primärproduktion eines Dürrejahres und eines Regenjahres zu bestimmen: Es wird stets der jährliche Zuwachs (Russisch: prirost) bestimmt und die in einem Jahr abfallende Streu (Russisch: opad), wie auch die in diesem Jahr abgestorbe-

nen, aber an der Pflanze verbliebenen Teile (Russisch: отпад). Von allen auf einer etwa 1 ha großen Fläche stehenden Sträuchern werden am Ende der Vegetationsperiode der Jahreszuwachs, die am Boden liegende Jahresstreu sowie die noch an den Pflanzen verbliebenen toten Teile bestimmt. Die Hälfte der Summe dieser drei Werte kommt dem Mittelwert der Primärproduktion am nächsten, wenn überhaupt Mittelwerte in Wüsten einen Sinn haben. Neben den ausdauernden Arten gibt es aber stets auch eine ephemere Vegetation (Annuelle + Geophyten = Ephemeroide), die in Dürrejahre ebenfalls ganz fehlt, in Regenjahren je nach der Höhe der Niederschläge aber stark entwickelt sein kann. Die oberirdische Primärproduktion der Ephemerer ist leichter zu bestimmen. Sie ist etwa gleich der stehenden Trockenmasse nach Abschluß der sehr kurzen Vegetationsperiode.

Da jede Wüste ihre Eigenheiten aufweist, werden die Verhältnisse je nach dem Klima und den Böden sich stark unterscheiden. In Band 2 werden deshalb die Wüsten nicht generell, sondern jede für sich behandelt.

4.5 Ökosysteme mit einer Mineralisierung durch Feuer

Wenn sich in einem Ökosystem die oberirdische tote organische Masse ansammelt, weil bei großer Trockenheit der Abbau durch die Destruenten gehemmt ist, so kann ein Brand die Mineralisierung in kürzester Zeit durchführen. Dadurch werden die in der Masse gespeicherten mineralischen Nährstoffe den Pflanzen wieder zugänglich gemacht und der Kreislauf des Ökosystems wieder in Gang gesetzt.

Das Feuer ist in diesem Fall für das Ökosystem ein wichtiger Faktor und zwar ein natürlicher, wenn auch heute in bestimmten Gebieten die Brände vom Menschen bewußt angelegt werden, z. B. in den Savannen, oder aus Unachtsamkeit entstehen.

Eine ältere Statistik gibt folgende Ursachen für 1535 Waldbrände in der Nadelwaldzone Osteuropas an:

- 58% – Unvorsichtigkeit im Umgang mit Feuer,
- 30% – Übergreifen des Feuers vom Nachbargelände,
- 10% – Brandstiftung,
- 2% – Blitzschlag

Besonders gefährdet sind die Gehölze in Gebieten mit extremer Sommerdürre, wie z. B. im Mittelmeergebiet, durch weggeworfene glimmende Zigaretten der Touristen.

Aber natürliche Brände durch Blitzschlag sind in wenig besiedelten Gegenden und waren es, wie neuere Untersuchungen zeigen, früher, als es noch keine Menschen gab, viel häufiger, als man annimmt. Schon die Tatsache, daß es in bestimmten Klimazonen zahlreiche *Pyrophyten* gibt, also Pflanzenarten, die an eine häufige Einwirkung von Feuer angepaßt sind, beweist, daß *Feuer ein natürlicher klimatischer Faktor ist*.

Ein besonders eindrucksvolles Beispiel aus Australien zeigt, daß der Stoffkreislauf von bestimmten Ökosystemen ohne periodische Feuereinwirkung zum Stillstand kommt. Dieses Heide-Ökosystem soll zunächst ausführlich besprochen werden, um im Anschluß daran zahlreiche Angaben aus allen Teilen der Welt zu nennen, aus denen die Häufigkeit der Brände durch Blitzschlag hervorgeht. Die Voraussetzung für solche natürlichen Brände ist eine Anhäufung von brennbarem Material, das während einer Trockenzeit leicht entzündbar ist.

4.5.1 Das vom Feuer abhängige Ökosystem einer Heide in Südastralien

Es handelt sich um das als «90 Miles Desert» bekannte proteaceenreiche Heidegebiet auf so armen Sandböden, daß es unbesiedelt blieb. SPECHT (1958) hat dieses Ökosystem eingehend untersucht. Wir fassen seine Ergebnisse zusammen:

Ökologische Verhältnisse

Die Sandböden der Heide sind sauer und arm an Stickstoff, Phosphor, oft auch an Kalium, sowie an Kupfer, Zink und Molybdän. In niederschlagsreichen Gebieten handelt es sich um Podsole; mit zunehmender Aridität nimmt die Podsolierung ab, und schließlich tritt eine Solonzierung mit ausgeprägtem Anreicherungs-horizont auf. Die Armut der Böden hängt mit der Armut des Muttergesteins zusammen. Denn dort, wo dieses nicht aus Quarzsand, sondern aus Silikaten besteht und bei der Verwitterung Tone ergibt, entwickelt sich keine Heide, sondern eine Savanne mit Graswuchs.

In dem von SPECHT untersuchten Gebiet beträgt der Jahresniederschlag 450 mm; 70–75 % davon fallen in den Wintermonaten Mai bis November; etwa jedes fünfte Jahr ist ein Dürrejahr mit 7 Dürremonaten ohne nennenswerte Regen.

Die Bodentemperaturen schwanken im Laufe eines Jahres.

in 7,5 cm Tiefe zwischen 1,9 und 45,0°C
in 15 cm Tiefe zwischen 4,1 und 36,0°C
in 30 cm Tiefe zwischen 5,8 und 29,0°C

Bodenfrost kann in jedem Monat auftreten, ist jedoch von November bis Februar selten. Auch Taufall ist häufig. Die Heide entwickelt sich dort, wo die Tiefe des Sandes mindestens 120 cm erreicht.

Die oberen 15–25 cm (A₁-Horizont) des Sandes sind durch Humus grau gefärbt. Eine geschlossene Streuschicht fehlt an der Oberfläche. A₂ ist gelb und humusfrei, A₃ zeigt einige Rostflecken und liegt direkt über dem solonzierten Ton des B-Horizontes mit Säulenstruktur. Die pH-Werte im Profil schwanken zwischen 5,8 und 6,4. Typische Sklerophylle sind *Eucalyptus baxteri*, 9 Proteaceen, 2 Casuarinen, *Xanthorrhoea*, Leguminosen u. a. Sie haben ihre Hauptwachstumszeit im Sommer, da der Sandboden bis Januar feucht bleibt; selbst im Februar und März enthält der B-Horizont noch Wasser.

Das Relief ist durch Dünen leicht bewegt, wodurch die Pflanzendecke etwas gegliedert wird; doch lassen sich keine scharf begrenzten Pflanzengesellschaften unterscheiden.

Von 91 Arten wurden die Wurzelsysteme untersucht. Bei 25% aller Arten werden Wurzeln gebildet, die sowohl in die Tiefe gehen und in den B-Horizont eindringen, als auch solche, die in den oberen 25 cm horizontal streichen; von letzteren entspringen bei einigen Arten Wurzelschößlinge. Bei kleinen perennierenden Arten (42%) ist das Wurzelsystem flach und durchzieht die oberen 30 oder 60 cm. Diese Arten haben ihre Hauptentwicklung im Frühjahr. Alle Rhizom- und Knollenpflanzen besitzen nur in den oberen 30 cm Wurzeln, ebenso wie *Stipa semibarbata*. *Xanthorrhoea australis* hat ein sehr fein verzweigtes Wurzelsystem, das einen Bodenraum radial bis über 1 m und in die Tiefe über 2,5 m durchzieht. Bei *Drosera* und Orchideen reichen die Wurzeln nur 5–7 cm in die Tiefe; es sind ephemere bzw. ephemeroide Arten. Bestimmt man das Trockengewicht der Wurzeln im Boden, so kann man feststellen, daß sich die Hauptmasse in den oberen 25 cm befindet mit einem Maximum in etwa 15 cm Tiefe.

Die Heidevegetation wird sehr oft durch Brände heimgesucht, wobei die oberirdischen Teile zerstört werden; die Wurzelsysteme bleiben aber erhalten, und 70% aller Arten können aus basalen Knospen oder als Wurzelschößlinge wieder austreiben. Die Nährstoffe werden hauptsächlich durch die Wurzeln aus dem B-Horizont entnommen und reichern sich mit der Streu im A₀- und A₁-Horizont an. Sie werden damit für die Flachwurzler zugänglich.

Sehr interessant ist die Wasserverteilung im Boden. Der Sandboden gilt als ein homogener Boden, aber das ist hinsichtlich des Wassergehaltes durchaus nicht der Fall. Infolge des Bewuchses befeuchtet der Regen die Bodenoberfläche nicht gleichmäßig; denn die benetzten oberirdischen Pflanzenteile leiten das Wasser entweder zum Stamm oder zur Peripherie ab, so daß

an diesen Stellen mehr Wasser in den Boden eindringt. Es ergibt sich daraus ein sehr kompliziertes Muster des Wassergehaltes im Boden. Nach Aufhören des Regens sinkt das Wasser z. T. im Boden tiefer ab, z. T. wird es durch die Wurzelspitzen aufgenommen. Da diese auch nicht gleichmäßig verteilt sind, wird das Muster des Bodenwassergehaltes noch komplizierter. SPECHT hat zwei Jahre hindurch in monatlichen Abständen ein dichtes Netz von Bodenprofilen auf einem Schnitt durch den Pflanzenbestand entnommen und jeweils den Wassergehalt in Prozent des Bodentrockengewichtes bestimmt. Die Welkepunkte des Bodens (Wasserpotential = –15 bar) betragen in Horizont A₁ 1%, in A₂ 0,7% und in den tonigen Schichten 7–17%. Die Ergebnisse sind auf Abb. 35 abgebildet. Die Kreuze geben die Punkte der Probenentnahme an. Man erkennt, wie schwer es ist, gute Durchschnittsproben zur Bestimmung des Wasserge-

Abb. 35: Untersuchungsergebnisse von SPECHT (1958) in der Sandheide «Dark island heath» (Ninety-mile plain), Südastralien:

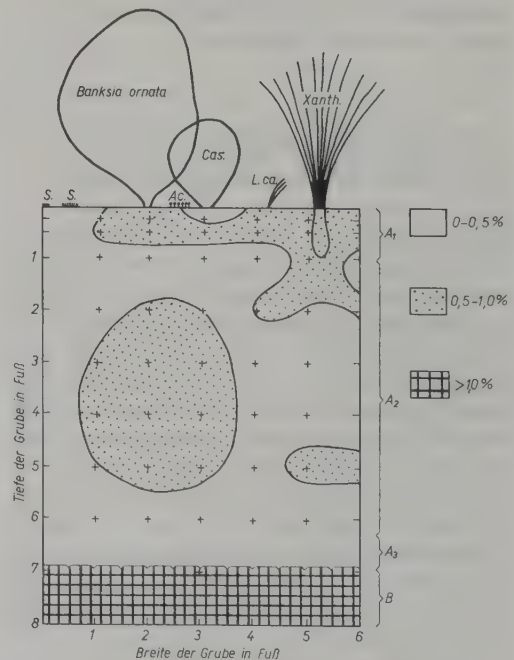


Abb. 35 A: Wassergehalt des Sandbodens (in % d. TG) am 3. Februar unter der Heidevegetation am Ende der Dürrezeit und vor Beginn der Regenzeit. Kreuze zeigen die Stellen der Probenentnahmen an. Die Arten waren: *Banksia ornata*, *Xanthorrhoea australis* (Xanth.), *Casuarina pusilla* (Cas.), *Acrotriche affinis* (Ac.), *Lepidosperma carphoides* (L. Ca) und *Schoenus tepperi* (S.).

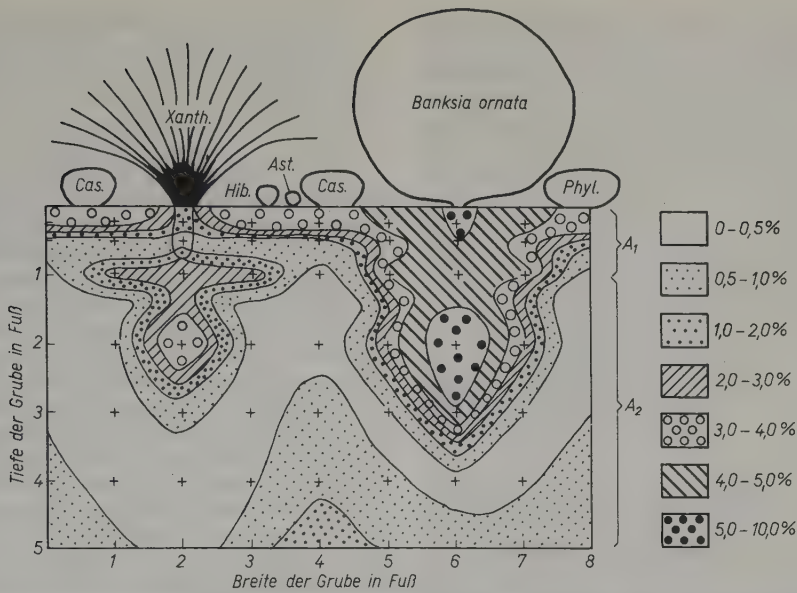


Abb. 35 B: Wasserverteilung im Sandboden am 20. März, nachdem 24 mm Regen auf einen fast trockenen Boden gefallen waren (nach SPECHT). Artenbezeichnung wie bei A – dazu *Hibbertia stricta* (Hib.), *Phyllota pleurandroides* (Phyl.) und *Astroloma conostephioides* (Ast.).

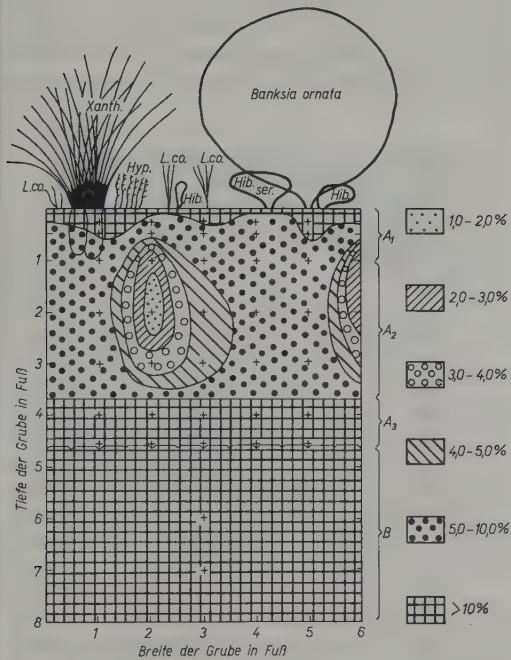


Abb. 35 C: Wasserverteilung im Sandboden am 8. Juli nach einem sehr feuchten Winter (nach SPECHT). Artenbezeichnung wie bei A und B, dazu *Hibbertia sericea* (Hib. SER.), *Lepidosperma laterale* (L. Co.) und *Hypolaena fastigiata* (Hyp.).

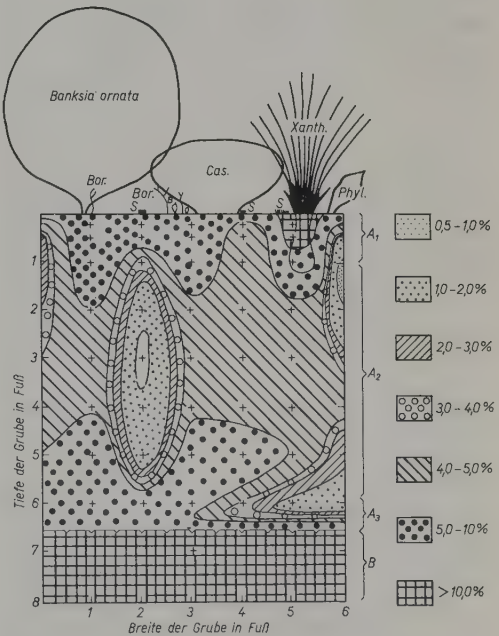


Abb. 35 D: Wasserverteilung im Sandboden am 13. Dezember zu Beginn der Sommerdürre (nach SPECHT). Artenbezeichnung wie bei A – C dazu *Boronia caerulea* (Bor.), *Baeckea ericaea* (B.).

halts sogar in Sandböden zu entnehmen und wie wenig einzelne Proben aussagen.

Die großen Arten, wie *Banksia ornata* und *Xanthorrhoea australis*, leiten das Regenwasser zum Stamm, so daß unter ihnen der Wassergehalt meist höher ist, was ihr Wachstum begünstigt. Mit zunehmendem Alter verdrängen sie immer mehr die kleinblättrigen Arten, die mit weniger Wasser auskommen müssen. Die Transpirationsmessungen der größeren Arten ergaben während der Regenzeit eingipfelige Tageskurven (Maximum mittags), während der Sommerdürre zweigipfelige, wobei mit zunehmender Austrocknung des Bodens die Gipfel immer kleiner wurden. *Xanthorrhoea* zeichnet sich durch besonders geringe Transpirationswerte aus. Die Hauptwachstumszeit ist trotzdem der Sommer bei Temperaturen über 18° C.

Einwirkung von Feuer

Die Zusammensetzung der Heide wird durch die Häufigkeit der Brände bestimmt. Nach einem Brand setzt eine sehr charakteristische Sukzession ein. Am raschesten treibt *Xanthorrhoea* aus. 90% der oberirdischen Teile entfallen im ersten Jahr nach dem Brand auf diese Art. Der relative Anteil nimmt in den nächsten Jahren durch die stärkere Entwicklung der anderen Arten rasch ab und bleibt dann mit 5–10% konstant. Auch die Zahl der Pflanzen ändert sich nicht; denn *Xanthorrhoea* blüht nur nach einem Feuer, und die Samen werden meist durch Insekten zerstört, so daß selbst auf Brandflächen keine Sämlinge beobachtet wurden. *Banksia ornata* verjüngt sich nach einem Brand im Gegensatz dazu nur durch Sämlinge. Ihr relativer Anteil an der oberirdischen Masse steigt deshalb sehr langsam bis auf 50% im 15. Jahr an und bleibt dann nahezu konstant. Aber die Hauptmasse der Trockensubstanz bei 25 Jahre alten Exemplaren, die eine Höhe von 2,5 m erreichen, entfällt auf die holzigen Fruchtstände. Denn die Früchte öffnen sich erst nach einem Brand. Nur auf 50 Jahre lang von Brand verschonten Flächen, auf denen man abgestorbene Büsche findet, wurde ein Öffnen der Früchte und ein Ausstreuen einzelner Samen beobachtet. Doch konnten nur wenige Sämlinge festgestellt werden.

Banksia gehört somit zu dem ökologischen Typus der *Pyrophyten*, der in Australien sehr verbreitet ist, namentlich unter den *Proteaceen*. Es sind Arten, deren Früchte sich an lebenden Pflanzen nicht öffnen. Hält man dagegen z. B. von *Hakea platysperma* einen Ast mit alten, holzigen, geschlossenen Früchten etwa 10 Minuten in einen brennenden Scheiterhaufen, so springen die Früchte nach kurzer Zeit mit 2 Klappen auf, die je einen geflügelten Samen enthalten. Doch fallen die Samen nicht gleich heraus, weil sie einen Haken besitzen, mit dem sie an der Fruchtklappe haften. Erst nach Stunden werden sie durch den Wind abgelöst und können dann auf die inzwischen erkalte Asche der Brandfläche gelangen und somit ein geeignetes Keimbett finden. Ähnlich verhalten sich

Xylomelum pyriforme (Proteac.) mit großen, holzigen, birnenförmigen Früchten sowie die australische Conifere *Actinostrobus* und viele andere Arten. Erst durch Feuer wird meist die Verjüngung dieser *Pyrophyten* ermöglicht. Feuer ist somit ein wichtiger, natürlicher Faktor.

Andere Heidepflanzen wie *Casuarina pusilla* und *Banksia marginata* regenerieren aus unterirdischen Organen und vermehren sich weiterhin hauptsächlich auf vegetative Weise. Bei *Leptospermum myrsinoides* ist die vegetative und generative Regeneration gleich wichtig, bei *Phyllota* nur die letztere.

Bei den kleineren Arten des Unterwuchses lassen sich unterscheiden: 1. Kräuter, die schon nach 3–4 Jahren wieder verschwinden; 2. Zwergsträucher, deren Bedeutung nach 10 Jahren am größten ist; 3. solche, die das Maximum ihrer Entwicklung erst nach 15 Jahren erreichen, und 4. schließlich Arten, deren Anteil selbst bis zum 25. Jahr noch ständig zunimmt. An annuellen Arten waren nur 2 im ersten Jahr zu beobachten. Aus Abb. 36 geht der verschiedene Anteil der wichtigsten Arten in den einzelnen Jahren nach einem Brand deutlich hervor. Abb. 37 zeigt: a) die Zunahme der Trockensubstanz der oberirdischen Masse für die wichtigsten Arten, b) die Streuproduktion und c) die Trockensubstanz der unterirdischen Teile, wobei zu berücksichtigen ist, daß von letzteren nach einem Brand der größte Teil am Leben bleibt. 25 Jahre nach dem Brand ist die unterirdische Trockensubstanz immer noch 3mal größer als die oberirdische. Bei einem 50jährigen Bestand wurden auf einer Fläche 15 000 kg an oberirdischer Trockenmasse ge-

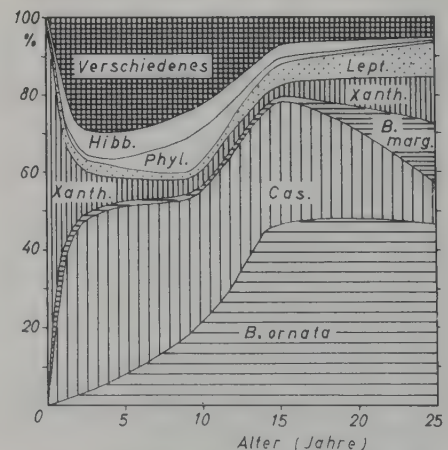


Abb. 36: Prozentualer Anteil der einzelnen Arten am Trockengewicht der gesamten Phytomasse der Sandböden bis zu 25 Jahren nach einem Brande (nach SPECHT 1958), Hibb. = *Hibbertia spec.*, Phyl. = *Phyllota remota*, Cas. = *Casuarina pusilla*, Lept. = *Leptospermum myrsinoides*, Xanth = *Xanthorrhoea australis*, B. marg. = *Banksia marginata*, B. ornata = *Banksia ornata*.

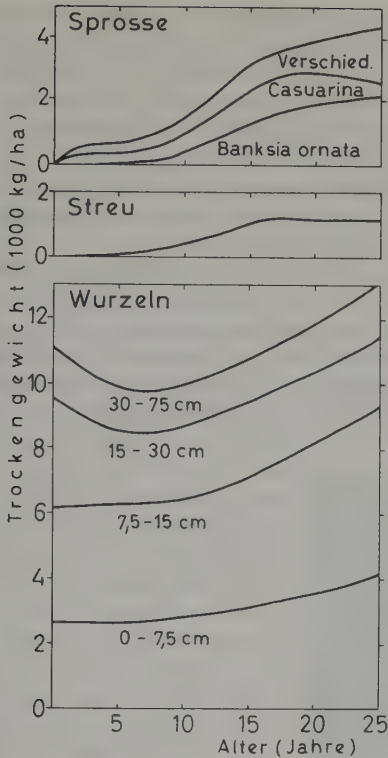


Abb. 37: Veränderung des Trockengewichtes der oberirdischen Pflanzenteile, der Streuschicht und der Wurzeln in verschiedener Tiefe bis zu 25 Jahre nach einem Brande (nach SPECHT 1958).

wogen, wobei 12920 kg auf *Banksia ornata* entfielen und nur 10 kg auf *Casuarina*. Die Zahl der Arten betrug nach dem Brande 36, sie sank auf 20 nach 25 Jahren und auf etwa 10 nach 50 Jahren (auf 6 Probestellen, jede 5×10 yards groß; 1 yard = 0,94 m). Die Wachstumsbedingungen sind in den ersten Jahren nach einem Brand am günstigsten, weil die Wasserversorgung infolge der kleinen transpirierenden Oberfläche besonders gut ist und auch mehr Nährstoffe aus der Asche zur Verfügung stehen. Sehr bald setzt jedoch der Wettbewerb ein, und allmählich dominieren nur wenige große Arten, und die kleineren werden unterdrückt. Ihre toten Sprosse findet man unter den großen Büschen; in den Zwischenräumen bleiben sie am Leben. Berechnet man die Stoffproduktion pro Hektar, so beträgt sie in 25 Jahren:

Oberirdisch	27 500 kg · ha ⁻¹
Unterirdisch	13 500 kg · ha ⁻¹
Zusammen	31 000 kg · ha ⁻¹
An Streu	7 500 kg · ha ⁻¹
Insgesamt	38 500 kg · ha ⁻¹

oder im Mittel während 25 Jahren rund 1500 kg · ha⁻¹ pro Jahr, was im Verhältnis zur Niederschlagsmenge und der langen Vegetationszeit nicht viel ist und auf die Bodenarmut zurückgeführt werden muß.

Neben der Trockensubstanzproduktion wurde auch der Kreislauf der wichtigsten Elemente, wie C, N, P, K, Na, Ca, Mg, Zn, Cu und Mn, untersucht. Der Gehalt an diesen Elementen in den oberirdischen Organen nimmt im allgemeinen bis zu einem Alter des Bestandes von 15 Jahren zu, ähnlich wie die Trockensubstanz, bleibt dann jedoch konstant. Eine starke Abnahme vom 15.-25. Jahr erfolgt nur beim Mangan. Sie steht wohl im Zusammenhang mit der Abnahme der Blattmasse von *Banksia ornata*. Mit der Zeit findet man die Nährstoffe hauptsächlich in den Früchten von *Banksia* und in den toten Blättern von *Xanthorrhoea* (etwa $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{3}$ der Gesamtmenge). Auch die Nährstoffmenge in der Streu steigt dauernd an und besonders ausgeprägt ist das in den unterirdischen Organen. Eine Zufuhr von Nährstoffen von außen konnte nur hinsichtlich des Stickstoffes erfolgen, der von den Wurzelknöllchen der *Phyllota* und der Mykorrhiza von *Casuarina* gebunden wird. Beide Arten werden aber in den älteren Beständen von anderen verdrängt. Kleinere Mengen der anderen Elemente können aus dem B-Horizont aufgenommen werden. Im allgemeinen verringert sich jedoch der Nährstoffgehalt der oberen Bodenschichten in den ersten Jahren nach dem Feuer infolge der Regeneration der Pflanzendecke rasch und bleibt dann ziemlich konstant. Die zunehmende Festlegung der Nährstoffelemente in bestimmten ober- und unterirdischen Pflanzenorganen und in der sich nicht zersetzenden Streu muß in etwa 50 Jahren zu einer Degeneration der Vegetation führen. Bevor jedoch dieses Alter erreicht wird, tritt meistens durch einen Brand eine Mineralisierung der organischen Masse ein, so daß die Sukzession von neuem beginnen kann.

Die hier geschilderten Verhältnisse dürften auch für die Macchien-ähnliche Vegetation der anderen Winterregengebiete auf armen Böden (z. B. am Kap in Südafrika mit den vielen Proteaceen) gelten und wurden deshalb so ausführlich geschildert.

4.5.2 Natürliche Brände in allen Teilen der Erde

In dem besonderen Fall der australischen Heide wird die abbauende Tätigkeit der Destruenten durch natürliche Feuer ersetzt. Es fragt sich jedoch, ob dem Feuer ganz allgemein als einem natürlichen Faktor (also in früheren Zeiten ohne Mitwirkung des Menschen) eine größere Bedeutung zukam.

Eine sehr interessante Beobachtung wurde in der nördlichsten Nadelwaldzone im nicht besiedelten Muddus-Urwald (Schwedisch-Lappland) gemacht. In dieser Fichtenwaldzone ist

die Kiefer (*Pinus sylvestris*), die sich besonders reichlich auf Brandflächen verjüngt, sehr häufig. Es fanden sich jedoch, wie von forstlicher Seite festgestellt wurde, nur bestimmte Altersklassen von derselben. Eine ältere Generation war etwas über 400 Jahre alt, die nächst jüngere im Alter von 280 Jahren, eine weitere von etwa 125 Jahren und die jüngste 50 Jahre alt. Am Stamm einer sehr alten Kiefer, die auf einer Exkursion des Internat. Botan. Kongr., Stockholm 1950 demonstriert wurde, ließen sich zwei Brandspuren erkennen (Abb. 38). Die genaue Auszählung der Jahresringe an diesem Baum ergab, daß die eine Brandspur vor 125 Jahren und die andere vor 400 Jahren entstanden war.

Nach diesen Bränden, die der alte Baum mit nur geringen Schäden überstand, waren somit die Kiefern der entsprechenden Altersklassen auf der Brandfläche gekeimt. Die Brände vor 50 und 280 Jahren hatten beim alten Baum keine Spuren hinterlassen. Man ersieht aus dieser Beobachtung, daß auch ein vom Menschen unberührt gebliebenes Gebiet durch natürliche Brände stark geprägt wird.

Aus dem Uralgebiet Petschora-Ylytsch, westlich des Ural ist bekannt, daß die Altersklassen der Kiefern (Keimung 1715, 1765, 1790, 1825, 1895) den Brückner'schen Dürreperioden entsprechen; die Brandgefahr in trockenen Sommern durch Blitzschlag ist in diesen



Abb. 38: Kiefernstamm mit Brandwunden aus den Jahren 1825 und 1550 im Mudus Park Lappland, Schweden (Phot. E. WALTER). Erläuterungen im Text.

borealen Wäldern besonders groß (WALTER 1974). Der pyrophilen *Pinus sylvestris* in Eurasien entspricht in Nordamerika die *Pinus contorta*. Auch für die Steppen in Eurosibirien und für die Prärien Nordamerikas gehören Brände durch Blitzschlag zu den natürlichen Umweltfaktoren, die eine Ansammlung von zuviel Streu als «Steppenfilz» verhindern.

In extremen Dürre Jahren können sogar lange schwelende Moorbrände entstehen.

Eine weitere Tatsache spricht ebenfalls für die große Bedeutung der auf Blitzschlag zurückzuführenden Brände. Als JAMES COOK auf seiner ersten Weltreise 1768–1771 Australien vom Meere aus erblickte, fielen ihm die Rauchwolken von Waldbränden auf. Man nahm deshalb an, daß schon die Eingeborenen von Australien die Wälder abbrannten. Aber die Flora von Australien zeichnet sich durch eine große Zahl von *Pyrophyten* aus, die zu ihrer Verjüngung auf Feuer angewiesen sind. Da diese Arten schon im Tertiär, lange bevor der Mensch Brände verursachen konnte, entstanden, müssen natürliche Brände die Evolution der Pyrophyten bewirkt haben. Auch die *Eucalyptus*-Wälder in Australien sind eine pyrophile Vegetation (MOUNT 1969). Die Eucalypten säen sich nach einem Brand besonders stark aus, sie finden dann ein für sie günstiges Keimbett ohne Streuschicht vor. Die sonst nur schwache Streusaat von Samen (Früchte bleiben lange geschlossen) ist dann so stark, daß die übliche Vernichtung aller Samen durch die Phytophagen nicht erfolgt und genügend Samen für neue Keimlinge übrig bleiben. In Gebieten mit sehr häufigen natürlichen Waldbränden entwickelt sich bei den *Eucalyptus*-Sämlingen in den ersten Jahren eine unterirdische, verholzende Anschwellung der untersten Internodien und des oberen Wurzelhalses (Lignotuber), in der Reservestoffe eingelagert werden. Nach Bränden, die den Sproßteil abtöten, entstehen aus dem Lignotuber neue Stockausschläge (Mallee-Vegetation), die ohne Konkurrenz der durch das Feuer zerstörten Mitbewerber besonders rasch heranwachsen. Es handelt sich somit auch in diesem Falle um eine deutliche Anpassung an häufige, natürliche Waldbrände.

Blitzschlag war früher sicher die häufigste Ursache von natürlichen Bränden. Entsprechende Beobachtungen liegen auch aus Afrika vor (Liberia, Tanzania, Rhodesia, Transvaal, Natal). Außerdem wurde aber dort auch Brand durch Funkenbildung nach Steinschlag festge-

stellt (KILLICK, 1963). PHILLIPS (1965) beobachtete 1938, wie ein abstürzender Diabas-Block in Transvaal an einem Steilhang einen Brand durch Funkenschlag entfachte. In anderen Fällen waren es Quarzitfelsen. In einem Fall wurde vermutet (ob zu recht?), daß es zu einer Selbstentzündung von gärenden toten Pflanzen kam.

Die genauesten Angaben über die Häufigkeit der durch Blitzschlag hervorgerufenen Brände macht jedoch KOMAREK (1966, 1967, 1971) für N-Amerika. Er stützt sich auf die Statistik der National Forests in USA. Während der 20 Jahre 1939–1958 wurden in den westlichen Staaten einschließlich Alaska 132 000 Brände durch Blitzschlag gemeldet. 70% aller Brände in den Rocky Mountains gehen auf Blitzschlag zurück. Im Juli 1940 entstanden in Montana und N-Idaho während 10 Tagen 1488 Blitzschlagfeuer. In den California National Forests werden im Mittel jährlich 775 Feuer durch Blitzschlag hervorgerufen. Als Beispiel bringen wir die Meldungen für das Jahr 1965:

In Nordamerika bilden sich im Sommer oft sehr scharfe Fronten zwischen der von Norden einfließenden polaren Kaltluft und der von Süden vordringenden maritimen tropischen Warmluft, wobei es zu starken Gewittern kommt. Eine solche Front erstreckte sich am 1.–5. Mai 1965 von South Dakota bis Philadelphia, verlagerte sich dann südlicher und erreichte am 15. Mai Florida. In diesen wenigen Tagen wurden in South Dakota und Nebraska aus 9 Forstdistrikten jeweils ein oder mehrere durch Blitzschlag verursachte Brände gemeldet, ebenso in New Mexico aus einem, im Appalachen-Gebirge aus 13, im Seengebiet aus einem und in Florida aus 13 Distrikten, insgesamt 37 Brände. Dabei handelt es sich nur um einwandfreie Fälle, bei denen der Blitzschlag und die anschließend aufsteigende Rauchwolke direkt beobachtet wurden.

Besonders gefährdet sind die Aufforstungen im Sanddünengebiet von Nebraska, die von einer natürlichen Langgras-Prärie umgeben sind. Die Präriebrände sind so häufig, daß bei jedem Gewitter der gut isolierte, mit einer Glaskanzel versehene Feuerturm von einem Wachposten besetzt wird. Der Erstautor hat 1930 selbst ein Gewitter auf diesem Turm miterlebt. Kaum war das Gewitter vorüber, da breitete sich ein Lichtschein im Osten rasch aus. Ein Präriebrand! Der Forstmann griff zum Telefon, um die Feuerwehr zu alarmieren. Aber es war der Vollmond, der aufging.

Am 6. Mai 1965 griff der durch einen Blitzschlag verursachte Präriebrand auf die Forstbestände über, drang rasch 20 km nach Westen vor und breitete sich, nachdem der Wind umschlug, auf einer 20 km langen Front nach Norden aus, bis er am Rande eines stark beweideten Gebiets erlosch. Nach Mitteilung des Forstamtes treten pro Jahr im Mittel 7 durch Blitzschlag verursachte Präriebrände auf, in einem Jahre

waren es jedoch 28. Bei einer Berechnung pro Fläche kam in diesem Jahr ein Blitzschlagfeuer auf je 5000 ha. Es kann somit kein Zweifel daran bestehen, daß in der ursprünglichen Prärie Grasbrände ohne Zutun des Menschen zu einer sehr verbreiteten Erscheinung gehörten. Heute sind sie in dem zu einem Kulturland umgewandelten Präriegebiet sehr selten.

Im Waldgebiet des Appalachen-Gebirges sind Waldbrände infolge Blitzschlag ebenfalls häufig. Im Mononghela National Forest (West-Virginia) entfallen auf diese Brandursache im Jahr 2 Brände von insgesamt 30. Die weite Verbreitung der Kiefernwälder in den östlichen USA ist deshalb verständlich.

Die oben geschilderten Wetterverhältnisse im Sommer 1965 sind für Nordamerika als durchaus typisch anzusehen. Sie können sich jedes Jahr mehrmals wiederholen.

Von besonderer Bedeutung ist jedoch, daß ähnliche Gewitterfronten sich auch in den ariden westlichen Staaten von Nordamerika bilden, wenn die warme Luft aus dem Golf von Mexiko in die gebirgige Gegend einströmt und mit der kalten Luft auf den Bergrücken zusammenstößt, so daß sich mehr lokale Gewitterfronten bilden. Die Sommerregen in Arizona kommen auf diese Weise zustande. In der Zeit vom 7.–16. Juli 1965 wurden in Arizona und New Mexico 536 Brände durch Blitzschlag festgestellt.

Für den Vegetationstypus des Chaparral ist es wichtig, daß solche Gewitter auch in Kalifornien in der normalerweise sehr trockenen Sommerzeit bis herauf zur kanadischen Grenze vorkommen. Am 24.–25. Juli 1965 meldeten viele Forstdistrikte mehr als 5 Brände, einige sogar 28, die durch Blitzschlag verursacht worden waren.

Am 14. 8. 65 entstanden im Elko-Bezirk (Nevada) 30 Blitzschlag-Feuer, die sich zu 5 großen Bränden vereinigten und einen Schaden von 1 Million Dollar verursachten.

Im Teton National Forest (Wyoming) wurde für 1965 infolge des Schneereichtums des vorangegangenen Winters kein Waldbrand beobachtet, während das langjährige Mittel 10 Blitzschlagfeuern pro Jahr entspricht.

Die Auswertung der Forstakten zeigt, daß das Feuer für die Vegetationsgebiete der Nadelmischwälder, der Grasländer und der Hartlaubvegetation sowie der Halbwüsten Nordamerikas durchaus als ein natürlicher klimatischer Faktor zu betrachten ist. Aufgrund von Jahresringzählungen an alten Bäumen mit Brandwunden konnte in Californien gezeigt werden, daß bereits im 16. Jahrhundert die Wälder der Sierra Nevada im Mittel alle 8 Jahre einem Waldbrand ausgesetzt waren (WAGNER 1961). Man kann in Californien von einem «Feuerklima» sprechen.

KOMAREK (1973) macht darauf aufmerksam, daß man in allen Kohleflözen, auch in den etwa 400 Millionen Jahre alten des Karbons, «fossile

Holzkohle» findet, die in der Gesteinskunde als «Fusain» bekannt ist, und von der man annimmt, daß sie durch natürliche Waldbrände als Folge von Blitzschlag oder Selbstentzündung entstanden sei. (MÄGDEFRAU (1968) erwähnt das auch für andere geologische Epochen. Obgleich die Karbonwälder wohl im Sumpf wuchsen, so waren Waldbrände nicht ausgeschlossen; denn auch die sehr nassen *Taxodium*- und *Nyssa*-Sumpfwälder im südlichen Nordamerika können in Dürreperioden so stark austrocknen, daß sie durch Blitzschlag in Brand geraten, wobei eine erhebliche Menge an Holzkohle entstehen kann. Diese wird in feuchten Perioden vom Wasser überdeckt und bleibt zwischen dem toten Holz erhalten, wie es auch im Tertiär der Fall war, als sich die Braunkohle mit fossilen *Taxodium*-Resten bildete. Fusain tritt in der Braunkohle in bestimmten Schichten auf, die für eine periodische Bewaldung und größere Häufigkeit von Waldbränden sprechen.

Ein klimatisch besonders für Blitzschlagbrände prädestiniertes Gebiet ist nach KOMAREK (1979) das tropische Afrika mit einer Sommerregenzeit. In dieser wird viel brennbare Pflanzenmasse gebildet, die während der Trockenzeit leicht entzündbar ist. Zu Beginn der Regenzeit treten oft Gewitter mit großer Blitzhäufigkeit, aber kaum Regen auf, so daß durch Blitzschlag Brände entstehen können. Solche werden im ganzen tropischen Afrika immer wieder beobachtet, aber statistische Angaben liegen nur für die Forste in Südafrika vor. In diesen traten in den Jahren 1957–1970 pro Jahr im Mittel 29 durch Blitzschlag erzeugte Brände auf, die gelöscht werden mußten (andere, die von allein ausgingen, wurden nicht mitgezählt). Das waren 11 % aller größeren Waldbrände.

Für die Jahre 1955–1959 macht das Forest Department (Pretoria) genauere Angaben, die sich auf das Gebiet der Forest Stations beziehen, auf die 5 % der Gesamtfläche von Südafrika entfallen. Die Zahl der durch Blitzschlag entstandenen Brände (in Klammern in % aller Brände) betrug nach KILLICK (1963):

1955	1956	1957	1958	1959
10 (6,3%)	27 (11,7%)	35 (16,9%)	22 (13,2%)	36 (13,5%)

Wir müssen deshalb das Feuer als einen auch in Afrika wichtigen ökologischen Faktor betrachten schon zu einer Zeit, als der Mensch noch nicht existierte. Natürliche Brände haben

in Afrika die Verteilung von Grasland und Gehölzen von jeher mitbestimmt.

Wenn die Pflanzengeographen dazu neigten, fast alle Savannen in Afrika als anthropogenen Ursprungs zu betrachten, so wird man diesen Standpunkt revidieren müssen. *Das jährliche Abbrennen der Grassavannen dürfte eine Anpassung der einheimischen Bevölkerung an das Feuerklima Afrikas sein*, d. h. ein Mittel, sich, die Behausungen und die gespeicherten Vorräte vor der Vernichtung durch überraschend auftretende natürliche Brände zu schützen, neben der Absicht, die Jagd zu erleichtern, die Weide zu verbessern usw. Die radikale Verhinderung von Bränden in den Naturschutzparks hat z. T. zu einer für das Wild ungünstigen Verbuschung geführt (Krüger-Nationalpark). Ökologisch richtig angewendetes Abbrennen kann ein billiges Mittel sein, die afrikanischen Ökosysteme im Gleichgewicht zu halten, und wird sich zugleich auch günstig für die Farmwirtschaft auswirken. Aber eine allgemeine Regel gibt es in dieser Hinsicht nicht, vielmehr müssen der günstigste Zeitpunkt und der richtige Zeitabstand für die Anwendung des Feuers in jedem Gebiet gesondert ermittelt werden.

Für die ökologische Bedeutung der natürlichen Brände in Afrika sprechen auch die vielen feuerresistenten Lebensformen in den afrikanischen Savannengebieten, die nicht erst nach dem Erscheinen des Menschen entstanden sind, sondern sicher ein tertiäres Alter besitzen.

Wir dürfen somit annehmen, daß auch ohne Zutun des Menschen der Charakter der Vegetation vom Feuer mitgeprägt wird. Die künstliche Verhütung des Feuers in den Naturschutzgebieten ist eher als ein unnatürlicher Eingriff zu betrachten.

Die Nadelwälder im Grand Teton National Park (USA) wurden dauernd von Borkenkäfern heimgesucht, die unter Aufwendung von großen Mitteln bekämpft werden mußten, bis man erkannte, daß diese Kalamität die Folge der Verhinderung von Waldbränden war: im Schutzgebiet blieben zu viele kranke alte Bäume stehen, die die Vermehrung von Borkenkäfern begünstigten. Unter natürlichen Bedingungen wird das alte Holz vom Feuer vernichtet; deshalb ging man jetzt dazu über, natürliche Brände nicht zu bekämpfen, wodurch eine zu starke Vermehrung der Borkenkäfer vermieden wird (mündl. Mitteilung).

In den zur Erhaltung des Mammutbaumes (*Sequoiadendrum giganteum*) und der *Sequoia sempervirens* geschaffenen Schutzgebieten in Californien wirkt sich die Brandbekämpfung ungünstig auf die Verjün-

gung dieser Arten aus, weil sich ihre Sämlinge nur auf Brandflächen gut entwickeln (HARTESVELDT and HARVEY 1967).

KOMAREK weist außerdem darauf hin, daß für die natürliche Wildfauna das Feuer von sehr großer Bedeutung ist. Die zonale Vegetation ist oft als eine «biologische Wüste» zu betrachten. Nur durch die verschiedenen Vegetationsflächen mit mehr offenen Sukzessionsstadien nach Brand findet das Wild genügend Nahrung.

Auf Flächen, die durch häufige Brände heimgesucht werden, breiten sich Baumfarne und baumförmige Monokotylen (Palmen, *Yucca brevifolia*, *Xanthorrhoea*) aus. Sie besitzen kein Kambium und sind deshalb feuerresistent (VOGEL 1967).

Eine Zusammenstellung der Einzelbeobachtungen über die bei den Bränden auftretenden Temperaturen über und unter der Bodenoberfläche sowie über die Wirkung des Feuers auf die Pflanzen, den Boden und die Mikroorganismen aus allen Teilen der Erde findet man bei RUDEL (1981).

Zusammenfassend kann man somit feststellen, daß das Feuer ein natürlicher ökologischer Faktor ist, der viele Vegetationstypen, wie die Hartlaubvegetation der Winterregengebiete und die Grasländer sowohl der temperierten Zone als auch der subtropischen, z. T. auch der tropischen, in starkem Ausmaße geprägt und ihre Verbreitung bestimmt hat. Die sehr viel häufiger vom Menschen verursachten Brände haben eine weitere Ausdehnung dieser Vegetationstypen auf Kosten der feuerempfindlichen Wälder ermöglicht, es wäre aber falsch, sie als nur anthropogen bedingt zu bezeichnen. Auch die natürlichen Brände werden ohne Zutun des Menschen dafür gesorgt haben, daß die zonale Vegetation stets bis zu einem gewissen Grade durch «pyrophile», d. h. vom Feuer begünstigte Vegetationseinheiten durchsetzt wurde. Die verschiedenen Typen der *Pinus*-Wälder oder das Hartlaubgebüsch sind ein Beispiel dafür. Bei der Behandlung der Frage nach der Ursprünglichkeit von Grasländern oder von Hartlaubgebüsch muß man deshalb die natürlichen Brände stets mit berücksichtigen.

4.6 Kurz geschlossener Stoffkreislauf durch Mykorrhiza

Wir verstehen darunter einen Stoffkreislauf ohne vollständige Mineralisierung der Streu, der vermutlich in den tropischen Regenwäldern

eine Rolle spielt, aber noch nicht exakt bewiesen ist.

Bei den tropischen Wäldern besteht ein scheinbarer Widerspruch. Denn die Vegetation erreicht die denkbar größte Üppigkeit auf den ärmsten Böden, die für die Landwirtschaft kaum nutzbar sind. Auf diese Tatsachen wurde der Erstautor 1934 aufmerksam, als er in Ostafrika an der Versuchstation Amani im tropischen Urwaldgebiet der Ost-Usambara-Berge arbeitete. Zu deutscher Zeit wurden die ersten Kaffeeplantagen gerade in diesem Gebiet angelegt, weil man annahm, daß die üppige Vegetation einen besonders fruchtbaren Boden anzeige. Der Wald wurde gerodet und das Holz verbrannt. Die angelegten Kulturen ergaben in den ersten Jahren gute Erträge, versagten jedoch bald ganz.

Als Bodenkundler war in Amani G. MILNE tätig. Seine Bodenuntersuchungen zeigten, daß es sich selbst an steilen Hängen um sehr tiefgründige, rotbraune Lehme über Gneis-, Granulit- und Pegmatitgestein handelt. Die hohe Temperatur und große Feuchtigkeit und die CO_2 -Produktion begünstigen den Zerfall der Silikate und die Auswaschung der Basen und der Kieselsäure. Zurück bleiben hauptsächlich die Sesquioxide (Al_2O_3 und Fe_2O_3). Das Bodenprofil weist keine sichtbare Gliederung auf, die Bodenreaktion ist sauer ($\text{pH} = 5,3\text{--}4,6$). Eine Streuschicht fehlt, der Boden ist nur an der Oberfläche mit rasch verwesenden Blättern und Zweigen bedeckt. Ein Humushorizont ist nicht zu erkennen, obgleich die Menge der organischen Substanz bei nasser Verbrennung 2,5–4% betragen kann. Der Stickstoffgehalt sinkt von 0,364% N in den oberen 8 cm, rasch auf 0,074% in 1 m Tiefe. N ist nur in organischer Form vorhanden. NH_4^+ - und NO_3^- -Stickstoff läßt sich nur in Spuren nachweisen. Der in verdünnter H_2SO_4 lösliche Phosphor beträgt an der Oberfläche 18 ppm (Teile pro Million).

Der Wassergehalt des Bodens ist mit 27% immer hoch. Das in den Bächen abfließende Grundwasser wird durch Humussole leicht braun gefärbt, ist aber so arm an mineralischen Bestandteilen, daß die Leitfähigkeit der von destilliertem Wasser entspricht. Eine weitere Auswaschung der Böden findet somit trotz der hohen Niederschläge von 1948 mm pro Jahr nicht statt.

Die Schlußfolgerung, die man als Ökologe aus diesen Tatsachen ziehen mußte, war, daß das ganze Nährstoffkapital des komplizierten

Ökosystems in der Phytomasse selbst enthalten ist. Die dauernd abfallenden toten Pflanzenteile werden sofort mineralisiert und die frei gewordenen Nährstoffe ohne Verluste durch die Wurzeln wieder aufgenommen (WALTER 1936 und 1936 a). Nur auf diese Weise kann der Urwald unbegrenzt erhalten bleiben.

Bei der Rodung und Verbrennung des Holzes werden die in der oberirdischen Phytomasse vorhandenen Nährstoffe fast restlos durch den Regen ausgewaschen und es verbleibt nur der sehr nährstoffarme Boden. Diese Erkenntnis hat sich inzwischen allgemein durchgesetzt. Die Tropen sind, von den jungen vulkanischen Böden abgesehen, vom landwirtschaftlichen Standpunkt aus stark benachteiligt (WEISCHET 1977).

Der rasch verlaufende Nährstoff-Kreislauf ohne Verluste ist schwer zu verstehen. Deshalb ist die Beobachtung von WENT und STARK (1968) in den Wäldern des Amazonas-Gebietes von besonderer Bedeutung. Sie stellten fest, daß die Hyphen der Mykorrhizapilze eine direkte Verbindung zwischen den Wurzeln des Baumes und den toten Pflanzenteilen der Streu herstellen. Dies spricht für eine Aufnahme der Nährstoffelemente in organischer Form durch die Mykorrhiza, d. h. eine vollständige Mineralisierung des Abfalls braucht nicht stattzufinden. Es könnte sich somit um einen «Direkten Mineralkreislauf» handeln. Die zahlreichen Holosaprophyten unter den Burmanniaceae und Orchidaceae, ebenso wie unter den Monotropaceae und *Voyria* unter den Gentianaceae, die mit Hilfe ihrer Mykorrhiza alle für ihre Entwicklung notwendigen organischen Verbindungen aus dem Boden aufnehmen, beweisen, daß eine solche Ernährung durchaus möglich ist und zwar sowohl bei endotropher als auch ektotropher Mykorrhiza. Da auch die anderen Vertreter dieser Familien, die Chlorophyll enthalten, ebenfalls eine Mykorrhiza besitzen, ist es nicht ausgeschlossen, wenn auch nicht bewiesen, daß sie z. T. Hemisaprophyten sind. Für *Monotropa hypopitys* gibt BJÖRKMAN (1956) an, daß sie durch die Hyphen des Mykorrhizapilzes direkt mit den Wurzeln der Fichte (*Picea abies*) verbunden ist, somit offenbar auf dieser parasitiert.

Die direkte Ausnutzung der Streu durch die Baummykorrhiza würde die Tatsache leichter erklären, daß bei den hohen Niederschlägen im tropischen Regenwald und der schwachen Sorption der ferrallitischen Böden eine Auswa-

schung der Nährstoffe aus dem Boden nicht erfolgt, ungeachtet der sehr raschen Mineralisierung. Auch das Wachstum von *Pinus sylvestris* und *Calluna vulgaris* auf sehr armen Sandböden wäre verständlicher, wenn für ihre Mykorrhiza das gleiche gelten würde. Die sehr starke Wurzelkonkurrenz der *Picea abies* auf Rohhumusböden, die KARPOV nachwies (vgl. 6.3) ließe sich auf ähnliche Weise erklären; denn sie reißt den in der Streu enthaltenen Stickstoff an sich, so daß im Unterwuchs nur sehr anspruchslose Arten (*Vaccinium* und Moose) wachsen können; schaltet man dagegen die Wurzelkonkurrenz aus, ohne die Lichtverhältnisse zu ändern, so treten sogar nitrophile Arten (*Chamaenerion angustifolium*, *Rubus idaeus*) auf.

Die Mykorrhizapilze können nach MEYER (1974) im Gegensatz zu den gewöhnlichen saprophytischen Pilzen kein Lignin und nur in beschränktem Maße Zellulose abbauen, sie bevorzugen einfache Kohlenhydrate. Nach ihrer Ernährung werden 5 Gruppen von europäischen Waldpilzen unterschieden:

1. Rein saprophytische Pilze (z. B. *Mycena* u. a.)
2. Vorwiegend saprophytische, aber auch Mykorrhizabildende (z. B. *Phallus impudicus*, *Collybia peronata* u. a.)
3. Nicht spezialisierte Mykorrhiza-Pilze, die auch bei rein saprophytischer Lebensweise Fruchtkörper bilden (z. B. *Scleroderma*, *Xerocomus*)
4. Pilze, die mit verschiedenen Baumarten eine Mykorrhiza bilden und nur in Symbiose fruktifizieren (z. B. *Amanita muscaria*, *Russula* spp.)
5. Eng spezialisierte Mykorrhiza-Pilze (z. B. *Boletus elegans*, *Lactaria⁶³ porninsis*, *Suillus tridentinus* – alle nur auf *Larix*).

Über die Mykorrhiza-Pilze der tropischen Arten ist noch nichts bekannt. Wir wissen nur, daß die meisten tropischen Baumarten mykotroph sind. Es wäre deshalb möglich, daß sie die Fähigkeit besitzen, den Wurzeln der Höheren Pflanzen die notwendigen Nährstoffelemente auch in organischer Form zuzuführen, wie es bei den Mykorrhiza-Pilzen der Holosaprophyten unter den Blütenpflanzen der Fall ist.

Vielversprechende Untersuchungen auf internationaler Basis sind zur Zeit in San Carlos am Rio Negro im Gange (JORDAN und HERERA 1981).

Eine ganz andere endotrophe vesikulär-arbuskuläre (VA) Mykorrhiza spielt bei krautigen tropischen

Kulturarten eine Rolle. Sie wurde sehr intensiv am Institut für Tropischen und Subtropischen Pflanzenbau in Göttingen untersucht. Die Symbionten in den Wurzeln, aber auch Fruchträgern der Erdnuß (GRAW und REHM 1977) sind Arten von *Glomus* (Endogonaceae, Phycomycetes). Diese Mykorrhiza verleiht den Pflanzen die Fähigkeit, Phosphat aus phosphatarmen Böden mit schwerlöslichen Verbindungen (Al- und Fe-Phosphaten der Latosole) aufzunehmen, was für den tropischen Pflanzenbau von Bedeutung ist. Das gilt auch, wenn man mit schwerlöslichem Hydroxylapatit oder Monocalciumphosphat düngt.

Bisher wurden jedoch alle Versuche nur unter Gewächshausbedingungen durchgeführt (GRAW 1978, MOAWAD 1979, GRAW et al. 1979, SIEVERDING 1979, SAIF 1981; ausführlicher in Institutsdissertationen der Jahre 1977–1981).

4.7 Abhängige Ökosysteme ohne Produzenten

Als einmaliges Beispiel für ein solches Ökosystem ist das riesige Dünengebiet der Namib-Nebelwüste an der Küste von Südwestafrika zu nennen. Es erstreckt sich über 400 km von Walvisbucht (Walvis Bay) ohne Unterbrechung bis Lüderitzbucht bei einer Breite von 30–130 km. Der Sand liegt über der Namibplattform. Nur wenige Inselberge ragen über den Sand heraus. Die bis 240 m hohen Dünen dürften die höchsten auf der Erde sein.

Das ganze Dünengebiet besteht aus Längsdünen, die vorwiegend in Nord-Süd-Richtung verlaufen, wobei die Entfernung zwischen den Dünenketten im Mittel 1,8 km beträgt. Die Dünenbasis ist praktisch stabil, während der Dünenkamm beweglich ist, mit einem steileren Hang auf der Leeseite, auf der die über den Kamm gewehten Sandkörner hinabgleiten. Die Namib-Nebelwüste ist fast regenlos. Nur 2–3mal im Jahrhundert kommt es zu stärkeren Regenfällen, z. B. fielen im März 1934 113 mm Regen und im April 27 mm, also zusammen 140 mm, die zu großen Überschwemmungen führten; das nächste Mal regnete es von Januar bis März 1976 zusammen 118 mm. Im Gegensatz dazu sind die Nebeltage sehr häufig. Es handelt sich um Treibnebel, der über dem kalten Benguelastrom vor der Küste entsteht, durch den Südwestwind über das Dünenfeld getrieben wird und die Oberfläche des Sandes leicht benetzt. Der Nebelniederschlag an einem Tage beträgt im Mittel etwa 0,2 mm zwischen 0,01–0,7 mm variierend. Die Kondensation kann allerdings

deutlich höher sein, wenn der Treibnebel auf ein vertikales Hindernis stößt.

Sobald die Sonne scheint, trocknet die Sandoberfläche wieder aus. Die Niederschläge sind für Höhere Pflanzen unzureichend, aber für an solche Verhältnisse angepasste Tiere ausreichend. Die Dünen beherbergen deshalb eine relativ reiche, zum größten Teil endemische Fauna, auf die der Tenebrioniden-Forscher C. KOCH aufmerksam wurde (KOCH, 1961). Er gründete am Nordrand des Dünengebietes 60 km von der Meeresküste, südöstlich von Walvis Bay die Desert Research Station Gobabeb.

Die Tenebrioniden und andere Tiere mit einer kleinen äußeren Oberfläche verlieren nur wenig Wasser durch Transpiration, bilden metabolisches Wasser, das beim Veratmen von Kohlenhydraten oder Fetten entsteht, so daß schon eine sehr geringe Wasseraufnahme fürs Überleben genügt.

Kleine Tiere können die Wassertropfchen auflecken, die sich bei Nebel bilden oder sie begünstigen die Kondensation des Nebels auf verschiedene Weise: Die *Lepidochora*-Käfer werfen z.B. kleine Sandwälle senkrecht zur Windrichtung auf (SEELY und HAMILTON 1977), andere stellen sich auf den Kopf, so daß der Nebel sich auf ihrem Rücken kondensiert und die Wassertropfchen zur Mundöffnung hinunterlaufen (HAMILTON und SEELY 1976). Raubtiere erhalten das notwendige Wasser mit der Beute, deren Wassergehalt relativ hoch ist. Die psammophile Fauna hält sich auf der Sandoberfläche meist nur bei Nebel und nachts auf, an sonnigen Tagen aber im Sand.

Die Nahrungsquelle, die sonst die Produzenten für die Phytophagen bilden, wird in diesem Ökosystem durch von außen hereingewehte tote Pflanzenteile, die zum größten Teil aus Grasresten bestehen, ersetzt. Das Ökosystem hängt somit von den Produzenten der benachbarten Ökosysteme ab. Dieser pflanzliche Detritus wird über den Kamm der Dünen zu Polstern zusammengeweht und rutscht den Gleithang hinab, um sich an dessen Basis anzureichern, so daß stellenweise der Sandboden bis zu 36% an organischer Masse enthält, darunter auch eiweißreiche tierische Reste von passiv oder aktiv in die Dünen gelangenden Insekten, die dort umkommen. Die weiteren Nahrungsketten schildert KÜHNELT (1965): Der Detritus wird fast ausschließlich von psammophilen Formen der Tenebrioniden gefressen, in gerin-

gerem Maße von Termiten (*Pсамmotermes granti*). Das nächste Glied der Nahrungskette bilden die «kleinen Räuber» – Spinnentiere (Solifugen) und Spinnen, die sich außerdem noch von verwehten Fliegen aus dem Kuisebtal ernähren. Größere Räuber sind am Tage Eidechsen (*Aporosaurus anchietae*) und in der Nacht der Goldmull (*Eremitalpa granti namibensis*). Diese Tiere müssen sich, wenn sich die Sandoberfläche bei Einstrahlung stark erhitzt, eingraben und verbringen auf dem Sande oft nur wenige Stunden am Tage. Das Atmen im Sande ist möglich, weil der Sand aus im Mittel 0,5 mm großen Quarzkörnern besteht ohne Staubbeimischung und ein mit Luft erfülltes Porenvolumen von 50 Vol % besitzt.

Im einzelnen wurden sehr interessante Anpassungen und Verhaltensweisen der verschiedenen psammophilen Tierarten festgestellt. Selbst eine Schlangenart ist vertreten, die sich im Sand sehr rasch bewegt und nur den Kopf über die Sandoberfläche erhebt (SEELY 1978).

Alle organischen Reste werden schließlich durch die Destruenten mineralisiert. Denn bei Nebel ist die Feuchtigkeit der obersten Sand-schichten so hoch, daß die Bakterien und Pilze sich in einem aktiven Zustand befinden (vgl. S. 92). Doch liegen mikrobiologische Untersuchungen noch nicht vor. Quantitative Angaben über die Produktion und die Energiemengen in diesem einzigartigen Ökosystem der Dünen-Namib in Dürrejahre (mittlerer Jahresniederschlag 14 mm) und im Regenjahr 1976 mit 118 mm Regen findet man bei SEELY und LOUW (1980). Es werden drei verschiedene Biotope im Dünengebiet unterschieden:

1. Die Dünentäler, auf die 55% der Gesamtfläche entfallen mit einem kiesigen Substrat oder anstehendem Sandstein und einem nur im Regenjahr auftretenden ephemeren Graswuchs (*Stipagrostis ciliata* und *S. gonatostachys*).

2. Die festeren Dünenhänge auf der Luvseite oder an der Basis der Leehänge mit einem Anteil von 44% der Gesamtfläche, auf denen auch in regenarmen Jahren ganz vereinzelte Horste von *Stipagrostis sabulicola* oder Polster von der sukkulenten *Trianthema hereroensis* ein Subbiotop bilden.

3. Die leeseitigen Gleithänge an den Dünenkämmen, auf denen die über diese gewehten Sandkörner hinabgleiten. Auf dieses Biotop entfällt nur 1% der Gesamtfläche.

Den Ausgangspunkt des Stoffkreislaufes und Energieflusses bei diesem Ökosystem bildet wie

erwähnt, die Trockenmasse vom aus der Umgebung der Dünen hereingewehten Detritus, der vor allem aus toten Grasteilen besteht. Dazu kommt an den Dünenhängen die Produktion der wenigen *Stipagrostis*-Horste und *Trianthema*-Polster. In Regenjahren spielen auch die ephemeren Gräser in den Dünentälern eine Rolle.

Die gesamte organische Trockenmasse erhöhte sich im guten Regenjahr 1976 auf dem Biotop 1 um das 2,7fache, auf dem Biotop 2 mit den Ephemeren um das 53fache und auf dem Biotop 3 durch mehr herein gewehten Detritus um das 9,4fache. Ebenso stieg die Primärproduktion der ausdauernden *Stipagrostis*-Horste nach Regen um das 2,4fache und der *Trianthema*-Polster um das 19fache.

Aber die organische Masse ist nur ganz sporadisch auf gewisse Flecken beschränkt. Auf den Dünenhängen bedecken die lebenden Horste und Polster kaum 1 % der Fläche des Biotops 2, während auf sie 59 % der organischen Masse entfallen. Absolut ist die gesamte lebende und tote Trockenmasse eines *Stipagrostis sabulicola*-Horstes im Mittel 354 g oberirdisch und 394 g unterirdisch, bei einem *Trianthema*-Polster entsprechend 408 g oberirdisch und 699 g unterirdisch. Außerdem befinden sich 99 % des Detritus auf den Gleithängen in ihrem untersten Teil.

Berechnet man die organische Masse auf die gesamte untersuchte Dünenfläche, so erhält man in Dürre Jahren nur $3,0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ an Phytomasse und $0,01 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ an Zoomasse, also ein Verhältnis von Phytomasse zu Zoomasse wie 300 : 1.

Nach dem Regenjahr erhöhte sich die Phytomasse um das 9fache und die Zoomasse um das 6fache. Die Phytomasse wird sehr langsam abgebaut, weil für die poikilohydran Destruenten die Hydraturverhältnisse nur bei Nebel günstig sind: Der Abbau erfolgt deshalb vor allem durch die saprophagen Tenebrioniden-Käfer, die Detritusfresser sind. Sie können Zellulose verdauen, doch wirkt der geringe Stickstoff- und Phosphorgehalt der Phytomasse begrenzend. Die Ausscheidungen der Tiere und ihre Leichen werden dagegen leichter abgebaut.

Ob es ein ähnliches Ökosystem, für das häufiger Nebel die Voraussetzung ist, sonst noch gibt, ist uns unbekannt. In Frage kämen nur die Dünengebiete in der Peruanisch-Chilenischen Wüste mit noch stärkerer Nebelbildung.

Weitere Beispiele von abhängigen Ökosystemen sind die Guanoinseln an den Meeresküsten, dort wo die Seevögel nisten, die ihre Nahrung aus dem Meere holen. Ähnliches gilt für die Paarungsplätze der Seerobben. Näheres über diese Sonderfälle findet man bei WALTER (Ecosystems of the World, im Druck).

5. Grundvoraussetzungen für aktive Lebensvorgänge: Temperatur und Hydratur. Ihre absoluten Grenzwerte

Der Physiologe untersucht die Organismen im Laboratorium unter streng kontrollierten Außenbedingungen, der Ökologe dagegen im Gelände unter stets wechselnden und oft sehr extremen Bedingungen, z. B. in den Wüsten oder in der Arktis.

Das Leben ist bei allen Organismen an die lebende Substanz – den *Protoplasten* – gebunden mit seiner komplizierten submikroskopischen Struktur und den verschiedenen Kompartimenten sowie vielen Organellen. Im aktiven Zustand befindet sich dabei das Protoplasma nur, wenn zwei Grundvoraussetzungen gegeben sind:

1. Ein gewisser Wärmezustand, also eine bestimmte *Temperatur* (°C) und
2. ein bestimmter Aktivitätszustand des Wassers im Protoplasma, also eine bestimmte *Hydratur* (hy %).

Die Bezeichnung «Hydratur» hatte WALTER (1931) in Analogie zur «Temperatur» vorgeschlagen, als die thermodynamische Betrachtungsweise in die Pflanzenphysiologie noch keinen Eingang gefunden hatte (vgl. WALTER und KREB 1970).

Die Hydratur entspricht in der Thermodynamik der «relativen Aktivität des Wasser» $a_w = \frac{p}{p_o}$ (p = jeweiliger Dampfdruck, p_o = Sättigungsdruck bei derselben Temperatur und gleichem Druck), wobei die Hydratur die Aktivität in % angibt (Reines Wasser = 100%).

Die Hydratur (hy) des lebenden Protoplasmas einer Pflanzenzelle ist gleich der Wasseraktivität des Zellsaftes in der Vakuole, zu deren Bestimmung man das osmotische Potential des Zellsaftes verwendet und in bar angibt oder in älteren Arbeiten in Atmosphären (1 atm = 1,013 bar).

Zwischen dem potentiellen osmotischen Druck π_{20}^* , der als negativer Wert dem osmotischen Potential numerisch entspricht, und der Aktivität des Wassers $a = \frac{p}{p_o}$, die in % ausgedrückt der Hydratur entspricht, bestehen folgende Beziehungen

$$\begin{aligned}\pi_{20}^* &= -3067 \log \frac{p}{p_o} [\text{atm}] \\ &= -3107 \log \frac{p}{p_o} [\text{bar}]\end{aligned}$$

Aus diesen Gleichungen lassen sich die Werte des osmotischen Potentials, bzw. des Wasserpotentials in –bar berechnen, die den Hydraturwerten in % hy entsprechen. Wir führen sie in folgender Tabelle an. Hydraturwerte (% hy), bzw. Luftfeuchtigkeit in % und die ihnen entsprechenden Werte des osmotischen Potentials, bzw. Wasserpotentials bei 20°C in –bar:

% hy	– bar	% hy	– bar
100	0	85	220
99	13,6	80	301
98	27,2	75	389
97	41,1	70	481
96	55,2	65	580
95	69,3	60	688
94	83,5	50	925
93	98,0	40	1235
92	112	30	1625
91	127	20	2160
90	143	10	3110

5.1 Temperaturbereiche

Daß es unter den Niederen Pflanzen thermophile Organismen gibt, ist lange bekannt, aber erst BROCK (1978) konnte durch seine Untersuchungen im Yellowstone Park, die er 1969 dem ersten Verfasser demonstrierte, zeigen, daß sich Bakterien selbst in kochendem Wasser vermehren. Sie bilden auf eingetauchten Objektträgern in wenigen Tagen rötliche Überzüge. Es sind heterotrophe, stäbchenförmige Bakterien, die aber auch zu Fäden auswachsen können. Infolge der Höhenlage des Yellowstone Parks liegt dort der Siedepunkt des Wassers bei 92°C, aber diese Bakterien wachsen auch in leicht überhitztem Wasser der Geysire bei 93,5–95,5°C. Auf Neuseeland konnte BROCK ebenfalls Bakterienüberzüge sogar bei 99–100°C in heißen Quellen

nachweisen. Reinkulturen dieser Bakterien sind noch nicht gelungen, wohl aber von der schwefel-oxidierenden autotrophen Art *Sulfolobus* sp. Diese Art wird zu den Gram-negativen, chemolithotrophen Bakterien gerechnet. Sie hat ein Temperaturoptimum zwischen 63 und 80°C, wächst aber auch noch bei über 90°C. Als thermophile Organismen besitzen diese Bakterien entsprechend thermostabile Enzyme (nachgewiesen für Aldolase).

In Fumarolen, aus denen heißer Wasserdampf austritt, konnten keine Bakterien isoliert werden. Daraus schließt BROCK, daß flüssiges Wasser als Medium notwendig ist.

Nach dem heutigen Stand der Kenntnisse werden folgende Temperaturmaxima angegeben, bei denen eine volle Entwicklung der einzelnen Organismengruppen möglich ist (vgl. auch ARAGNO 1981):

Tiere

- Fische und andere Wassertiere 38°C
- Insekten 45–50°C
- Ostracoden 49–50°C

Höhere Pflanzen

- Gefäßpflanzen 45°C
- Moose 50°C

Mikroorganismen (Eukaryotische)

- Protozoen 56°C
- Algen 55–60°C
- Pilze 60–62°C

Prokaryotische Mikroorganismen:

- Cyanophyta (autotrophe) *Synechococcus* und die N-bindende Nostocaceae *Mastigocladus* 70–73°C
- Zur Photosynthese befähigte Bakterien (*Chloroflexus*) 70–73°C
- Chemolithotrophe Bakterien (*Sulfolobus*) > 90°C
- Heterotrophe Bakterien der heißen Quellen und Geysire bis 100°C

Innerhalb der Geo-Biosphäre dürften nur kleine durch vulkanische Tätigkeit stark erhitze Flächen temperaturbedingt kein Leben aufweisen.

Was die untere Temperaturgrenze des aktiven Lebens anbelangt, so hängt sie vom Gefrieren ab. Der Gefrierpunkt von lebenden Zellen liegt immer etwas unter 0°C. Dazu kommt, daß lebende Organe eine mehr oder weniger starke Unterkühlung aufweisen können, ohne daß Eiskristallbildung und damit Schädigung eintritt.

Bei Niederen Pflanzen mit Zellen ohne Vakuolen, deren Protoplasten dehydratisiert sind, also eine stark erniedrigte Hydratur besitzen,

liegt der Gefrierpunkt entsprechend tief. Die untere Temperaturgrenze des aktiven Lebens wird in diesem Falle durch die untere Hydraturgrenze bestimmt, die absolut bei 70% hy liegt (vgl. 5.2.1), was einem Gefrierpunkt unter –30°C entspricht. Wir verstehen es deshalb, daß LANGE (1965) bei entquollenen Flechten eine minimale Photosynthese noch bei –24°C nachweisen konnte unter der Voraussetzung, daß sie nicht von Eis eingeschlossen waren, also ein Gaswechsel noch möglich war.

Die rötlich gefärbte Schneeealge *Chlamydomonas* (*Haematococcus*) *nivalis* ist auf den Eis- und Firnflächen in polaren Gebieten und in der nivalen Stufe der Hochgebirge verbreitet.

Im latenten Zustand der Anabiose können Niedere und selbst abhärtungsfähige Höhere Pflanzen ein Einfrieren im flüssigen Stickstoff, also eine Temperatur von –190°C, ja selbst –235°C überleben (TUMANOV 1979). Die Voraussetzung dafür ist eine plötzliche Abkühlung, bei der eine «Verglasung» des Protoplasmas eintritt und seine Struktur erhalten bleibt, aber auch eine stufenweise Erwärmung beim Auftauen, um die Bildung von protoplastenschädigenden Eiskristallen zu vermeiden.

Im allgemeinen nehmen vom Äquator polwärts die mittleren Jahrestemperaturen ab. In den heißen tropischen Zonen sind die Pflanzen an hohe Temperaturen angepaßt. Dementsprechend ist das Temperaturminimum, bei dem eine Schädigung der Pflanzen eintritt bei rein tropischen Arten sehr hoch, z. B. werden für *Pilea obtusata* (Urticaceae), *Guarea trichilioides* (Meliaceae) und die Mangrove *Avicennia nitida* (Verbenaceae) auf Puerto Rico ein Temperaturminimum von 21°C angegeben, während ihre Temperaturmaxima bei 45–48°C liegen (ALTMANN und DITTMER 1966).

Im tropisch-montanen Bereich und im subtropischen Gebiet sind die Temperaturminima nur wenig über 0°C. Für *Psychotria berteriana*, *Cordia borinquensis* und *Ceropegia peltata* werden Temperaturminima von +4°C, für die tropisch-montanen Farne (*Alsophila*, *Gleichenia* u. a.) von +2°C angegeben, während die Temperaturmaxima auch bei 45–48°C liegen. Die Untersuchung der Keimungsminima von Samen tropischer Arten aus verschiedenen Höhenlagen wäre dringend notwendig. Mit der Frostresistenz der Palmblätter hat sich LARCHER (1980) beschäftigt, in dem er sie in Kammer Frosttemperaturen aussetzte. Schäden traten nach Gefrieren bei Fiederpalmen bei –3 bis

– 10°C auf, bei Fächerpalmen z.T. erst bei – 15°C. Doch dürften die Temperaturminima für das Überleben im Gelände nicht mit diesen Werten übereinstimmen. Auf alle diese Fragen kommen wir im speziellen Teil (Bd. 2 u. 3) zurück. In Gebieten mit kalten Wintern können auch Schäden durch Frosttrocknis eintreten (WALTER 1929, LARCHER 1982).

Die Verhältnisse bei tierischen Organismen sind viel komplizierter, da es neben den Kaltblütlern oder poikilothermen Arten, deren Temperatur wie bei allen Pflanzen ganz von der Temperatur der Umgebung abhängt, auch Warmblütler oder homoiotherme Arten gibt. Letztere können bei genügend kalorienreicher Nahrung ihre Körpertemperatur weitgehend konstant und unabhängig von der Außentemperatur halten. Sie bleiben deshalb selbst in Sibirien am Kältepol noch bei Wintertemperaturen von bis zu – 60°C aktiv, wie z. B. das Ren, der Wolf u. a., zum Teil überwintern sie in einem wenig aktiven Zustand des Winterschlafes, wobei die Körpertemperatur sinkt, z. B. Bär, Murmeltier u. a. Doch können wir nicht auf die entsprechende sehr umfangreiche Literatur eingehen.

5.2 Hydraturgrenzen des Lebens

Der Wasser- oder Hydraturfaktor ist ökologisch für die Pflanzen von besonderer Bedeutung. Denn die Pflanzen müssen mit dem Wasser auskommen, das ihnen an der Stelle zur Verfügung steht, wo ihre Samen (oder allgemein die Verbreitungseinheiten – Diasporen) fallen und auskeimen. Im Gegensatz dazu können die beweglichen Tiere oft entferntere Wasserstellen zum Trinken aufsuchen und die Hydratur des Körpers selbst in sonst wasserlosen Gebieten aufrechterhalten. Dort, wo das nicht möglich ist, kann eine Wasseraufnahme durch die als Nahrung dienenden wasserhaltigen Pflanzenorgane erfolgen oder die Tiere gewinnen metabolisches Wasser durch Veratmung von Kohlehydraten oder vor allem Fetten und decken damit die geringen Wasserabgaben. Letzteres können die Pflanzen nicht; denn sie besitzen eine sehr viel größere äußere Oberfläche und verlieren viel Wasser durch Transpiration.

In der Ökologie spielt aus diesem Grunde der Wasserhaushalt der Pflanzen eine größere Rolle als in der Physiologie, weil physiologische Versuche im Laboratorium oft nur kurzfristig

durchgeführt werden und meist bei relativ guter Wasserversorgung der Pflanzen. Es ist deshalb notwendig hier auf die ökologische Bedeutung der Hydratur genauer einzugehen.

Zunächst haben wir zwei grundsätzlich verschiedene Wasserhaushaltstypen der Pflanzen zu unterscheiden:

Wechselfeuchte oder *poikilohydre* Pflanzen, deren Hydratur von der ihrer Umgebung abhängt, die deshalb völliges Austrocknen vertragen müssen (Niedere Pflanzen);

Eigenfeuchte oder *homoiohydre* Pflanzen, die eine bestimmte Hydratur der Protoplasten ihrer Zellen aufrechterhalten und weitgehend unabhängig von der Hydratur ihrer Umgebung sind (Höhere Pflanzen).

Innerhalb der zweiten Gruppe muß man eine besondere Gruppe von Landpflanzen abtrennen, die auf salzhaltigen Böden wachsen und als *Halophyten* bezeichnet werden. Auf sie kommen wir noch zurück (vgl. 5.2.5).

5.2.1 Poikilohydre Pflanzen

Die ersten lebenden Organismen sind im Wasser entstanden und haben sich zunächst im Wasser entwickelt. Die Hydro-Biosphäre ist älter als die Geo-Biosphäre, doch dürfen wir annehmen, daß sehr früh in der Erdgeschichte Niedere Organismen auch die Oberfläche des Festlandes besiedelten, namentlich dort, wo häufig Niederschläge fielen oder die Erdoberfläche zeitweise überschwemmt wurde. Diese Organismen mußten die Fähigkeit besitzen, beim Austrocknen nicht abzustorben, sondern in einen Zustand des latenten Lebens (Anabiose) überzugehen, um nach erneuter Benetzung wieder aktiv zu werden (vgl. 2.2).

Diese Eigenschaft finden wir auch heute noch bei den Niederen Pflanzen, wie den Cyanophyta, den Bakterien, bei einfachen Grünalgen (Chlorophyta) u. a. mit vakuolenlosen Zellen, aber auch bei Niederen Pilzen und den Flechten.

Abdrücke, die von solchen Organismen stammen können, findet man schon in den ältesten Gesteinen, aber Fossilienfunde kann man bei der Zartheit der Zellen nicht erwarten. Man muß analoge heute noch vorhandene Lebensgemeinschaften studieren, an nur periodisch befeuchteten Standorten, mit poikilohydrischen Niederen Pflanzen (Luftalgen, Bakterien, Pilzen und Flechten), die sicher die Erdoberfläche schon besiedelten, als es noch keine echten

Landpflanzen (Kormophyten) gab. Heute dominieren sie nur dort, wo letztere nicht wachsen (FRIEDMANN und GALUN 1974). Beispiele sind «Tintenstriche» an senkrechten Kalkgesteinswänden im Gebirge oder die «Fensteralgen» unter durchsichtigen Steinen solche Algengesellschaften, ebenso die «Takyre», d. h. die tonigen Ablagerungen vom Hang ablaufender episodischer Flüsse in den Wüsten.

In den mit Steinpflaster bedeckten Böden der extrem trockenen Transaltai-Gobi wurde Humus festgestellt, der, wie genauere Untersuchungen ergaben, auf die photosynthetische Tätigkeit von 40 Algenarten in den oberflächlichen Bodenhorizonten zurückzuführen war (RACHKOVSKAYA 1977). Solche Bodenalgengesellschaften sind im gesamten Saharo-Gobi-Wüstengebiet sehr eingehend von NOVICHKOVA-IVANOVA (1980) untersucht worden.

Die Hydratur dieser poikilohydrischen Arten ändert sich in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit, d. h. der Hydratur der Luft, genau so wie es bei hydrophilen Quellkörpern z. B. Nuklein, Gelatine, Stärke, Kasein usw. der Fall ist. In

feuchter Luft wird Quellungswasser aufgenommen, in trockener abgegeben, bis jeweils ein Gleichgewichtszustand erreicht ist. Abb. 39 zeigt die Quellungskurve für Nuklein, die wie bei allen Quellkörpern eine S-Form besitzt. Das Quellungsmaximum wird in dampfgesättigter Luft bei einer Hydratur von 100% h_y erreicht. Nimmt die Luftfeuchtigkeit ab, so wird zwischen 100% und 96% h_y der größte Teil des Quellungswassers abgegeben, dann zeigt die Kurve eine scharfe Biegung; der Rest des Quellungswassers geht bei weiter sinkender Hydratur viel langsamer verloren (WALTER 1923; WALTER und KREEB 1970).

Durch Volumenmessungen an vakuolenfreien Protoplasten gelang es bei Algenzellen (Karposporen von *Lemanea*) nachzuweisen, daß lebendes Protoplasma sich genau so verhält wie tote Quellkörper (WALTER 1923). Die Quellungskurve entsprach der eines Gemisches von Gelatine, Kasein und Nuklein (Abb. 40).

Kultiviert man poikilohydrische Arten bei verschiedener Luftfeuchtigkeit (Hydratur), so kann man feststellen, innerhalb welcher Hydratur

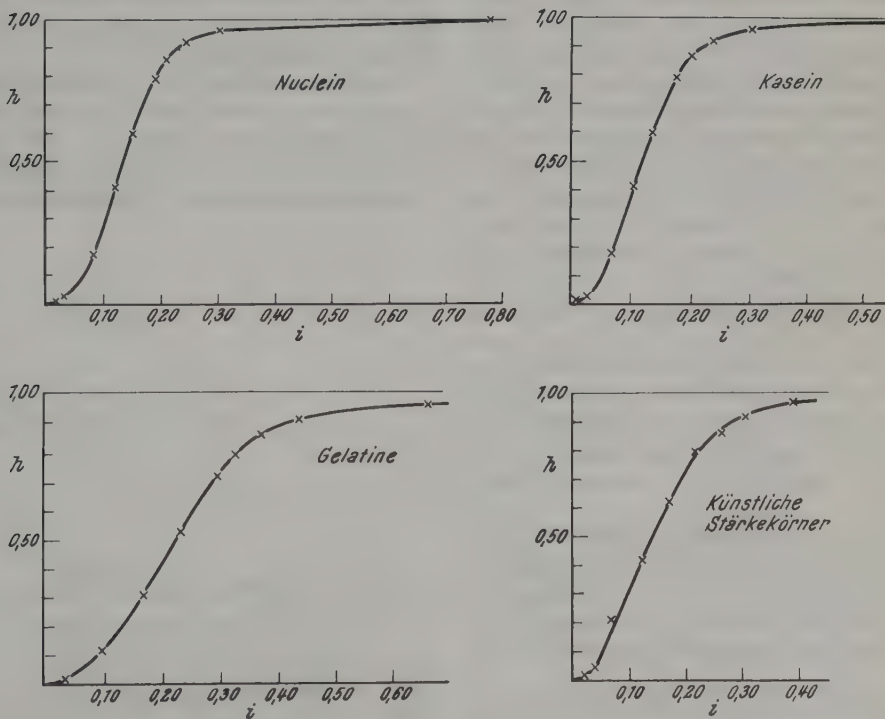


Abb. 39: Typische Quellungskurven von Nuclein und anderer Quellkörper in Abhängigkeit von der relativen Wasserdampfspannung h (in % ausgedrückt ist es die Hydratur). $i = gH_2O \cdot g^{-1}$ der Trockensubstanz (nach KATZ 1918).

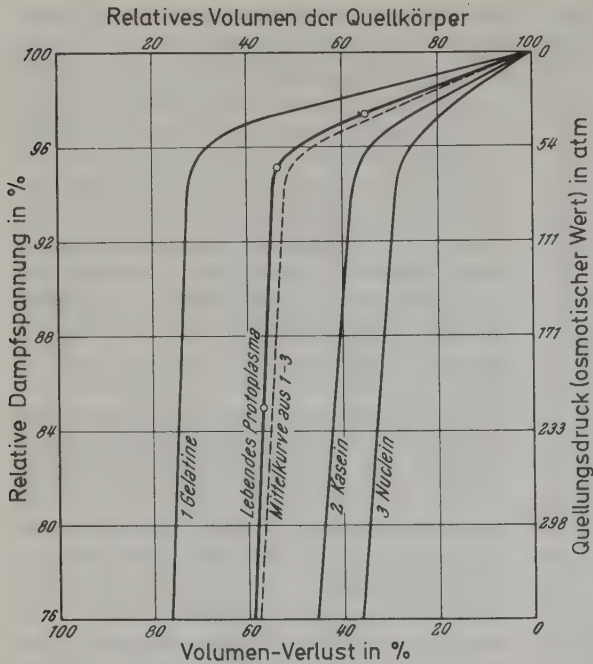


Abb. 40: Quellungskurve des Plasmas (starke Linie) in Abhängigkeit von der relativen Dampfspannung (Hydratur), gemessen an den vakuolenfreien Karposporen von *Lemanea*. Zum Vergleich Quellungskurven von 1 Gelatine, 2 Kasein und 3 Nuclein, dazu (gestrichelt) die Mittelkurve derselben. Gezeichnet nach Zahlenwerten von WALTER (1923).

turgrenzen Wachstum und Zellteilung möglich sind, wobei diese Werte Gültigkeit haben unabhängig vom jeweiligen Wassergehalt des Nährbodens, auf dem die Organismen kultiviert werden (WALTER 1924, HEINTZELLER 1933, BURCIK 1950). So ist bei einer Hydratur von 75%hy, einer Feuchtigkeit, bei der gerade keine Schimmelbildung mehr eintritt, der Wassergehalt bei Eipulver 11,6%, bei Nudeln 13,0%, bei Haferflocken 13,6%, bei Erbsen- oder Bohnenmehl 15,3%, bei Trockenkartoffeln 15,9%, bei Reis oder Zwieback 16,6%, bei getrockneten Steinpilzen 19,5%, bei Tabak 23,4% und bei Trockengemüse 26,7% (WALTER und KREBB 1970).

Die Grenzwerte der Hydratur sind für die einzelnen Arten der wachsenden Mikroorganismen spezifisch (die den Hydraturwerten entsprechenden bar-Werte sind auf Seite 86 angegeben).

Die Kenntnis der Entwicklung von Bakterien und Pilzen in Abhängigkeit von der Hydratur ist besonders wichtig, weil diese Organismen als Destruenten den Abbau des organischen Abfalls in der Streuschicht und im Boden durchführen.

Abb. 41 zeigt die Keimkurven für einige Schimmelpilze: das Hydraturminimum liegt zwischen 90%hy für den Milchsammel *Oidium lactis* und 75%hy für *Penicillium glau-*

cum. Es hängt etwas von der Temperatur ab und liegt beim Temperaturoptimum des Wachstums immer am tiefsten (Abb. 42).

Nach den bisherigen Untersuchungen scheint eine Hydratur von 70%hy die absolute Grenze für alles aktive Leben zu sein. SNOW (1949) fand allerdings, daß die Konidien von *Aspergillus glaucus* nach 2 Jahren noch bei 66–

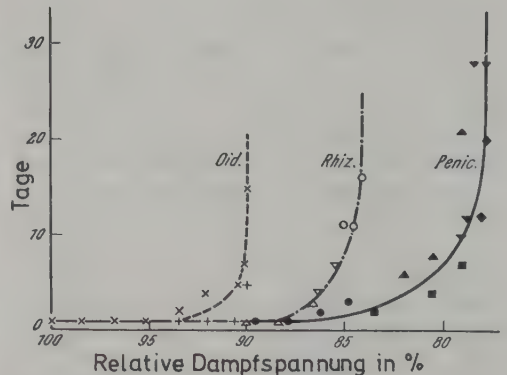


Abb. 41: Abhängigkeit der Keimung in Tagen bei den Sporen der Schimmelpilze von der relativen Dampfspannung (Hydratur) bei 20°C. Oid. = *Oidium (Oospora) lactis*, Rhiz. = *Rhizopus nigricans*, Penic. = *Penicillium glaucum*. Nach HEINTZELER, aus WALTER und KREBB 1970.

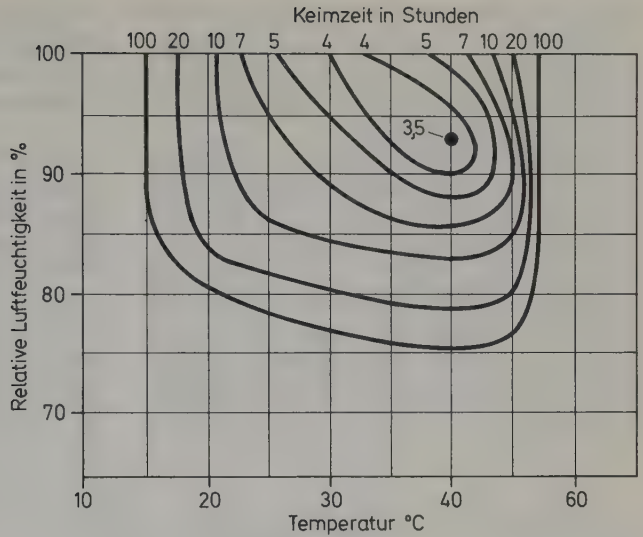


Abb. 42: Keimungszeit (in Stunden) in Abhängigkeit von der Temperatur und Hydratur (= relative Luftfeuchtigkeit in %) bei *Aspergillus nigers* nach J. T. BONNER (1948) aus FEDOROV und GILMANOV 1980.

62% hy keimten; aber das ist praktisch ohne Bedeutung. Eine Ausnahme bildet bisher nur *Xeromyces bisporus*, der auf getrockneten Pflaumen einen kaum sichtbaren Überzug bildet. Er soll bei 60,5% hy keimen und bei 66,3% hy asexuelle Sporen bilden (Fortschritte der Botanik 34, 104, 1972). Für die Praxis spielt jedoch dieses kümmerliche Wachstum ebenfalls keine Rolle.

Wie sich die Wachstumsintensität von verschiedenen Pilzen auf festen Gelatine-Nährböden in Abhängigkeit von der Hydratur ändert,

zeigen die Abb. 43 und 44. Dieselbe Abhängigkeit des Wachstums erhält man auch in flüssigen Nährlösungen bei einer für die Entwicklung der Pilze optimalen Zusammensetzung.

Oft läßt sich beobachten, daß bei einer Hydratur von wenig unter 100% hy das Wachstum etwas geringer ist. In diesem Falle ist der Grund dafür ein zu geringer Gehalt des Nährbodens an löslichen Nährstoffen. In reinem Wasser erfolgt ein Wachstum nur dann, wenn in den Zellen Nährstoffreserven vorhanden sind.

Sonst zeigt das Wachstum bei Pilzen mit ei-

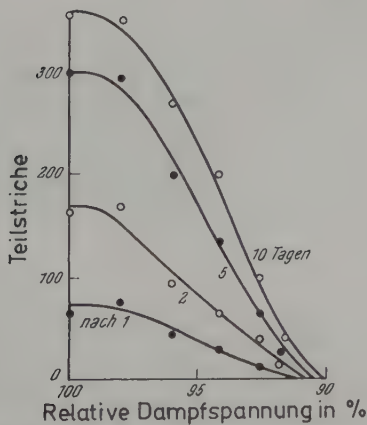


Abb. 43: Relatives Wachstum von *Oidium (Oospora) lactis* auf festem Substrat in Abhängigkeit von der Hydratur (= relative Dampfspannung in %). Nach HEINTZLER 1939 aus WALTER und KREBB 1970, desgleichen bei Abb. 44–47.

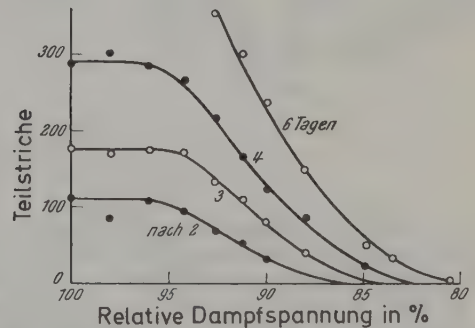


Abb. 44: Wachstumskurven von *Penicillium glaucum* auf festem Substrat bei verschiedener Hydratur (= relative Dampfspannung). Ordinate: Durchmesser der Kolonie, 1 Teilstrich = 0,038 mm.

nem tiefen Hydraturminimum zwischen 100–95 % hy kaum eine Hemmung bei abnehmender Hydratur, sinkt aber unter 95 % hy rasch ab, um näher zum Hydraturminimum asymptotisch den Nullwert zu erreichen.

Das Wachstum wird jedoch bei niedriger Hydratur nicht nur quantitativ beeinflusst, sondern es ändert sich auch qualitativ – es entstehen xeromorphe Kümmerformen (Abb. 45) und bei Phycomyceten bilden sich Querwände (Abb. 46). Der Brandpilz *Ustilago avenae* vermehrt sich bei hoher Hydratur durch Sprossung, bildet aber bei geringerer Hyphen (Abb. 47), sowohl auf festen als auch auf flüssigem Substrat.

Bei Bakterien und Hefen wurde die Vergrößerung der Kolonien bei verschiedener Hydratur gemessen (Abb. 48). Die meisten Bakterien entwickeln sich nur bei sehr hoher Hydratur von 100–98 % hy (= 0 bis –27 bar), Streptomyceten dagegen noch bei 91,5 % hy (= –120 bar) (JAGNOW 1957), während die Hefen weniger anspruchsvoll sind. In konzentrierten Saccharose-Lösungen (85 % hy = –220 bar) entwickeln sie sich jedoch nicht mehr.

Man erkennt daraus, daß die Bakterientätigkeit in der Streu und im Boden bei leichtem Austrocknen sehr bald aufhört, die Lebenstätigkeit der Pilze dagegen noch weiter geht, selbst wenn für Höhere Pflanzen schon kein ausnütz-

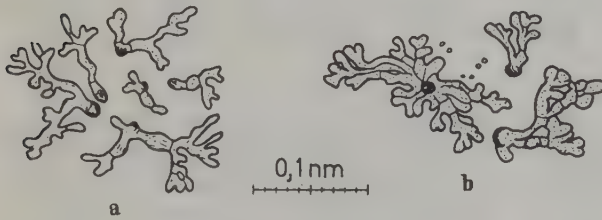


Abb. 45: Kümmerformen nahe am Hydraturminimum: a) *Aspergillus glaucus* bei relat. Dampfsp. von 72,5 % und 30 °C nach 7 Wochen; b) *Aspergillus niger* bei 79 % relat. Dampfsp. und 25 °C nach 10 Wochen.

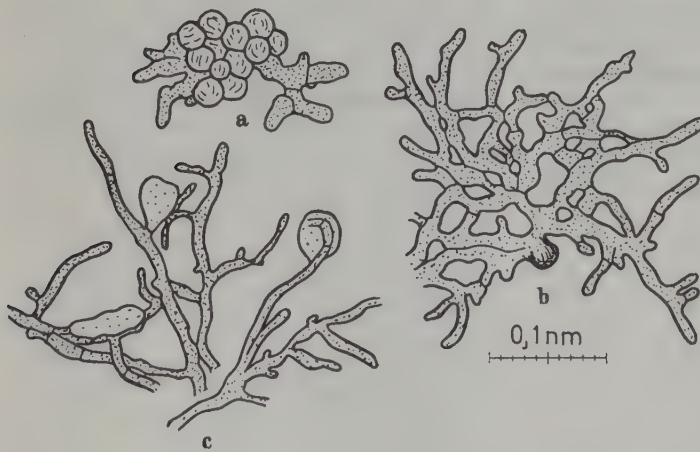


Abb. 46: Abnorme Wachstumsformen von *Rhizopus nigricans* (Temperatur 20 °C): a) bei 84,1 % relat. Dampfsp. nach 6 Wochen, b) bei 84,6 % r. D., c) Blasenzellenbildung bei 88,3 % r. D. nach 5 Tagen.

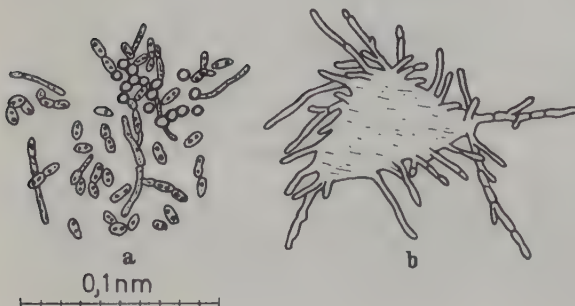


Abb. 47: Wachstumsformen von *Ustilago avenae*: a) Sproßkolonie in 10 %iger Saccharoselösung nach 5 Tagen, b) Hyphenbildung (am Rande der Kolonie erkennbar) in 20 %iger Saccharoselösung nach 10 Tagen.

bares Wasser mehr vorhanden ist. Das hat für den Abbau der organischen Substanz durch Pilze als Destruenten eine sehr große Bedeutung, worauf bisher nicht hingewiesen wurde (vgl. p. 46).

Einige praktische Hinweise seien angefügt: Die verbreitetsten Schimmelpilze sind die «Grünschimmel» (*Penicillium glaucum* oder *Aspergillus glaucus*), weil diese beiden Arten die geringste Feuchtigkeit (Hydratur) für ihre Entwicklung brauchen. Die Konidienbildung, die zur raschen Verbreitung führt, tritt erst bei einer Luftfeuchtigkeit von über 80% hy ein. Da Kochsalz (NaCl) erst bei einer Feuchtigkeit von 76% zerfließt, ist man in Räumen, in denen reines Kochsalz trocken bleibt, vor Schimmelbildung sicher. In den feuchten Tropen ist es warm und die Luftfeuchtigkeit liegt meist über 80%. Infolgedessen beginnen sich alle Sachen bald mit Grünschimmel zu überziehen. Durch leichtes Heizen, wird schon durch eine Erhöhung der Lufttemperatur um 1–2° die Luft trockener und die Gefahr der Schimmelbildung ge-

bannt (Herbarräume werden deshalb dauernd leicht geheizt).

Sehr viel schwieriger ist die Feststellung der Hydraturgrenzen bei Luftalgen, die man am Licht kultivieren muß, was die Konstanthaltung der Luftfeuchtigkeit infolge der Erwärmung unmöglich macht. Bei benetzbaren Luftalgen, die an feuchteren Standorten wachsen, ist das Hydraturminimum von *Trentepohlia* etwa 95% hy, von *Prasiola* 90% hy; bei nicht benetzbaren pleurococcoiden Algen auf Baumrinden tiefer etwa 70% hy; besonders hoch, nämlich bei 99% hy, liegt es dagegen bei den Cyanophyta, den Blaugrünen Algen (Literaturhinweise bei WALTER und KREB 1970). Auf die sekundär poikilohydrischen Pflanzen kommen wir auf Seite 96 zurück.

Über den Hydraturbereich der Lebensaktivität von poikilohydrischen tierischen Organismen (Protozoa, Tardigrada) sind uns keine Untersu-

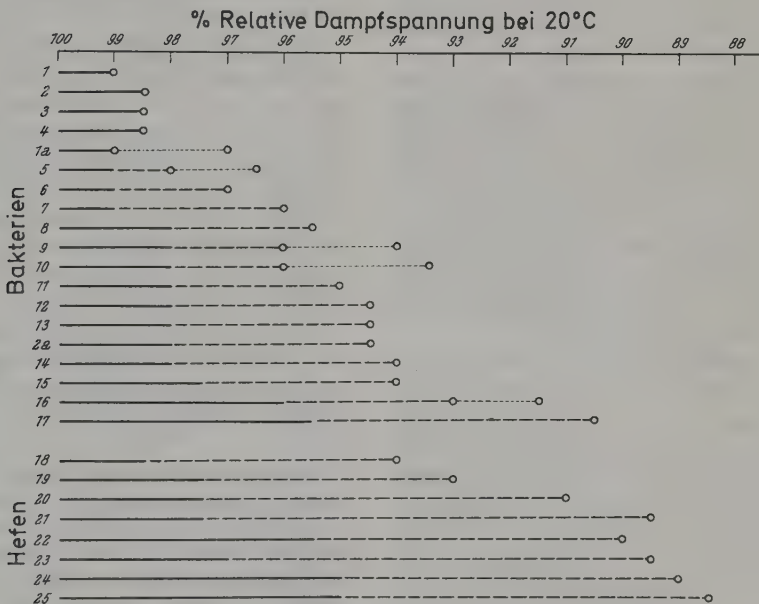


Abb. 48: Hydraturgrenzen des Wachstums bei Bakterien und Hefen. --- normales bzw. nicht dauernd gehemmtes Wachstum, ---- O stark gehemmtes Wachstum, O O Schwingungen des Grenzwertes bei verschiedenen Stämmen. Zahl der untersuchten Stämme in Klammern: 1. und 1a. zwei Hydraturtypen von *Bac. mycoides* (5), 2. und 2a. ebenso von *Pseudomonas pyocyanea* (4), 3. *Bac. luteus* (2), 4. *Bac. asterosporus* (2), 5. *Bact. radicola* (3), 6. *Azotomonas insolita* (1), 7. *Pseudomonas tumefaciens* (3), 8. *Bac. mesentericus* (3), 9. *Bact. vulgare* (3), 10. *Bact. coli* (3), 11. *Bact. subtilis* (2), 12. *Bact. prodigiosum* (4), 13. *Bact. aerogenes* (4), 14. *Mycobact. siliacum* (1), 15. *Pseudomonas inigua* (1), 16. gelbe Luftsarcina (5), 17. *Micrococcus roseus* (3), 18. *Torula utilis* (1), 19. *Schizosaccharomyces jörgensohnii* (1), 20. *Willia* sp. (1), 21. *Saccharomyces cerevisiae* (3), 22. *Zygosaccharomyces polymorphus* (1), 23. *Oospora lactis* (2), 24. «Rosahefe» (1), 25. *Endomyces vernalis* (nach BURCIK 1950, aus WALTER und KREB 1970).

chungen bekannt. Es dürfte nur wenig unter 100% hy liegen.

5.2.2 Homoiohydre Pflanzen

Die eigentliche Besiedlung des Festlandes gelang erst den Höheren Pflanzen, die einen ganz anderen Wasserhaushaltstypus ausbildeten, wodurch sie relativ unabhängig von der Hydratur der Luft, d. h. deren Feuchtigkeit, wurden und eine eigene Hydratur des Protoplasmas auch bei großer Trockenheit der Luft bewahren konnten. Dies sind die Kormophyten – eigenfeuchte oder *homoiohydre* Pflanzen, die beim Austrocknen absterben.

Grundsätzlich ist das Protoplasma aller Pflanzen austrocknungsfähig; man denke an die vakuolenlosen Sporen der Pteridophyten oder die Zellen der Samen von Spermatophyten. Das Protoplasma der vakuolenlosen Zellen ist beim Austrocknen keinen mechanischen Einwirkungen ausgesetzt, es entquillt mit allen seinen Organellen, *wobei die Feinstruktur nicht wesentlich oder nur vorübergehend geschädigt wird.*

Aber nach der Keimung der Sporen oder Samen bilden die Zellen große Vakuolen. Wenn jedoch eine große Vakuole vorhanden ist und das Plasma nur einen dünnen Wandbelag bildet, so kann es beim Austrocknen der Verkleinerung der Vakuole nicht, wie es bei der Plasmolyse der Fall ist, folgen, weil es infolge der Adhäsion an der Wand haftet; es entstehen starke Zugkräfte, die zu einem Koagulieren, d. h. *Absterben des Protoplasmas führen.*

Andererseits bildet die Vakuole ein inneres, wäßriges Medium für das Protoplasma, mit dem es, infolge des semipermeablen Tonoplasten, im Hydratungleichgewicht steht. Die Zellsaftkonzentration, d. h. das osmotische Potential, bestimmt weitgehend den Hydratationsgrad des Plasmas und nicht mehr das Außenmedium. *Das Vakuom, d. h. die Gesamtheit aller Vakuolen, stellt ein inneres Wasserreservoir für die Pflanze dar,* das sie selbst in trockener Luft behält, weil sie die Wasserabgabe nach außen durch die Ausbildung einer Cuticula sehr stark herabsetzt¹.

Allerdings ist es einer autotrophen Pflanze nur vorübergehend möglich, sich ganz gegen die Atmosphäre abzuschließen, denn sie muß normalerweise am Tage CO₂ aus der Luft aufnehmen, was durch die Stomata erfolgt. Bei diesem Gaswechsel verliert die Pflanze jedoch relativ viel Wasser, weil die Wasserdampfspannung in den Interzellularen der Blätter meistens höher ist als die der Atmosphäre. Ein Ersatz dieser Transpirationsverluste erfolgt durch die Wasseraufnahme der Wurzeln aus dem feuchten Boden und die Zuleitung des Wassers durch die Leitgefäße zu den Blättern. Auf diese Weise kommt ein Wasserstrom zustande, der aus dem Boden in die Wurzeln, von diesen durch das Leitsystem in die Blätter und weiter durch die Stomata in die Atmosphäre führt. Mit diesem weitgehend physikalischen Vorgang beschäftigt sich sehr eingehend die Physiologie, insbesondere seitdem eine einfache Methode zur Messung des Wasserpotentials mit der Druckbomben-Methode zu Verfügung steht. Denn das Wasserpotentialgefälle bestimmt die Richtung des Wasserstroms.

Für den ökologisch denkenden Biologen, der sich vor allem mit den Anpassungen der Pflanzen im Laufe ihrer Entwicklung an die sich verändernden Außenbedingungen beschäftigt, ist weniger dieser Transpirationsstrom von Bedeutung, *sondern vor allem der Hydrationszustand des Plasmas und damit dessen Hydratur (= Wasseraktivität). Dieser wird jedoch nicht vom Wasserpotential bestimmt, sondern vom osmotischen Potential des Zellsaftes.*

Der Turgormechanismus der Pflanzenzelle ist eine Art Puffersystem, um den Protoplasten vor zu starken Tagesschwankungen der Hydratur und damit des Hydrationszustandes zu bewahren.

Während das Wasserpotential der Zelle und des Wassers in den Leitbahnen sehr starke Schwankungen von Null bei Wassersättigung bis zu tiefen Werten bei starker Transpiration mittags aufweist, erreicht die Hydratur des Protoplasten nie 100% selbst bei voller Wassersättigung der Zellen. Bei starker Transpiration wird eine Abnahme der Hydratur durch die Abnahme des Turgors sehr stark abgemildert. Auch die Hydratur der Meristemzellen schwankt relativ wenig. Gegen Transpiration sind sie in den Knospen geschützt und

¹ Die Höheren Pflanzen sind gewissermaßen auf dem Festlande Wasserpflanzen geblieben, weil der Protoplast stets an das wäßrige Medium der Vakuole grenzt (WALTER 1967 d). Selbst in den Wüsten vermögen deshalb die Höheren Pflanzen die Wasser-

aktivität des Protoplasten stets auf hohem Niveau zu halten (meist über 97% hy, d. h. bei einem osmotischen Potential über -40 bar), so daß ein vollständiger Ruhezustand niemals eintritt; nur das Wachstum wird eingestellt.

die kurzfristigen Schwankungen des Wasserpotentials in den Leitbahnen erreichen sie ebenfalls nur abgeschwächt, weil die Gefäßenden vom Meristem durch viele Schichten von noch nicht differenzierten Zellen getrennt sind. Wir können annehmen, daß die Hydratur der Meristemzellen, die wir nicht messen können, etwa dem Hydraturniveau der Protoplasten in den ausdifferenzierten Blattzellen entspricht, d. h. bei länger anhaltendem Wassermangel im gleichen Maße beeinflußt wird.

Eine geringe Abnahme des Hydratationszustandes des Protoplasten, von dem im gleichen Ausmaße alle Organelle betroffen werden, da sie alle demselben Turgordruck unterliegen und sich weitgehend im gleichen Hydraturzustand befinden, bedingt eine Hemmung der Lebenstätigkeit und bei den Meristemzellen auch eine *quantitative und qualitative Veränderung bei der Ausdifferenzierung der Zellen*, was zu einer veränderten Struktur der neugebildeten Organe und somit zur *Anpassung an die veränderten Verhältnisse* führt (WALTER 1972).

Kybernetisch betrachtet handelt es sich in diesem Falle um einen Regelkreis: Die Regelgröße ist die Wasserbilanz, die Störgröße ist die Trockenheit, die zu erhöhter Transpiration führt, der Sollwert ist eine ausgeglichene Wasserbilanz bei möglichst hoher Hydratur des Plasmas, als Fühler haben wir das lebende Protoplasma zu betrachten, die Stellgröße sind die Meristemzellen der Sproßspitze, aus denen die Blattanlagen mit einer bestimmten, festgelegten Struktur hervorgehen.

Ablauf des Rückkoppelungsvorgangs: Zunahme der Trockenheit → Störung der Wasserbilanz durch erhöhte Transpiration → Zunahme der Zellsaftkonzentration → Hydraturabnahme (Entquellung) des Protoplasmas (auch der Meristeme) → Bildung von neuen Organen mit xeromorpher Struktur → Transpirationsabnahme, geringere Wasserverluste → Ausgleich der Wasserbilanz auf etwas niedrigerem Hydraturniveau.

Bei diesem Vorgang ist ein Glied – die Ausbildung der xeromorphen Struktur – nicht rein physikalisch-chemisch zu erklären; es ist ein biologischer, qualitativ veränderter Wachstumsvorgang.

Diese ökologisch besonders wichtigen Zusammenhänge erkennt man nur, wenn man den Wasserhaushalt insgesamt und nicht nur Teilfunktionen berücksichtigt und die Pflanze als eine Ganz-

heit betrachtet, als einen sich ständig verändernden Organismus, den man durch längere Zeit studieren muß, was einer Art Verhaltensforschung entspricht (WALTER 1972).

Allgemein bekannt sind die Unterschiede zwischen den xeromorphen Sonnenblättern und den hygromorphen Schattenblättern unserer Baumarten, z. B. bei der Buche, die ebenfalls durch eine unterschiedliche Wasserversorgung und nicht durch die Lichtverhältnisse bedingt werden. Denn NORDHAUSEN hatte schon 1912 nachgewiesen, daß die Struktur dieser Blätter nicht während der Entfaltung im Frühjahr, sondern bei der Knospenbildung im Sommer des Jahres vorher festgelegt wird, wobei eine direkte Einwirkung des Sonnenlichts auf die Blattanlagen in den Knospen gar nicht möglich ist, vielmehr steht das Meristem in den Knospen an den Sonnenzweigen im Sommer unter der Einwirkung einer höheren Kohäsionsspannung als das der Schattenzweige. SCHRÖDER ist es dann 1938 gelungen, an der Buche und anderen Baumarten experimentell Sonnenblätter an Zweigen im tiefen Schatten 2 m über dem Boden zu erzeugen, indem er die Wasserversorgung dieser Zweige zur Zeit der Knospenbildung durch tiefe Einschnitte bis ins Holz erschwerte. Weitere Beispiele mit Angaben der quantitativen Xeromorphiewerte und der Zellsaftkonzentrationen bei WALTER 1960, pp. 225–231).

Isolierte Zellen aus Sonnen- und Schattenblättern zeigen dieselben Unterschiede der CO_2 -Assimilation in Abhängigkeit von der Beleuchtungsintensität wie die ganzen Blätter (vgl. 8.3.1). Es muß sich somit um Unterschiede der Protoplasteneigenschaften handeln (HARVEY 1980). Sonnenblätter sind xeromorpher als Schattenblätter, das osmotische Potential ihrer Zellen ist niedriger, somit sind die Protoplasten (also auch die Chloroplasten) stärker dehydriert, was eine veränderte Reaktionsweise bedingen muß.

Die Anpassung der Pflanzen an das Leben auf dem Lande erfolgte ganz allmählich. Die großen Vakuolen mit einem dünnen, wandständigen Plasmabelag, in dem sich auch die Chloroplasten befinden, sind bereits für die im Wasser lebenden Algen von Vorteil im Wettbewerb mit vakuolenlosen Algen. Denn bei Zellen mit großen Vakuolen kann ohne größeren Aufwand an Stickstoff und an Phosphor, die zum Aufbau des Protoplasmas notwendig sind, eine größere Fläche dem Licht ausgesetzt und somit eine größere Produktion erzielt werden. Der Turgormechanismus verleiht zugleich der ganzen Zelle eine größere Festigkeit. Bei den höher entwickelten Grünalgen setzten sich deshalb Arten mit vakuolisierten Zellen durch. Von solchen Grün-

algenformen haben wir die ersten Landkormophyten abzuleiten, wobei allerdings die genauen Vorfahren nicht bekannt sind. Man könnte sie unter den ursprünglichen tropischen Chaetophoraceae vermuten, unter denen z. B. *Fritschella* ihre Seitenzweige in die Luft aussendet und an diesen eine dicke Cuticula ausbildet; letztere ist auch für die ersten Landpflanzen bezeichnend.

Als Vorfahren kommen auf jeden Fall nur Chlorophyta in Frage (wahrscheinlich Süßwasserformen, vgl. p. 9), weil sie dieselben Chloroplastenfarbstoffe, dieselben Assimilate (Stärke) und dieselbe Zellwandsubstanz (Zellulose) besitzen, wie die Kormophyten, was für keine andere Algengruppe zutrifft.¹

Das Kernproblem der Landpflanzen ist, außer der großen CO₂-assimilierenden Oberfläche, die starke Wasserverluste insbesondere in trockener Luft nach sich zieht, die Gewährleistung einer möglichst hohen Hydratur (Wasseraktivität) des Protoplasten mit seinen Organellen, d. h. eine möglichst niedrige Zellsaftkonzentration (hohes osmotisches Potential) aufrechtzuerhalten. Denn nur auf diese Weise wird eine optimale Aktivität der Lebensvorgänge ermöglicht und eine maximale Produktion erreicht. Man muß den Wasserhaushalt immer im Zusammenhang mit dem Assimilathaushalt betrachten.

Alle morphologisch-anatomischen Anpassungen der Landpflanzen dienen diesem Zweck. Sie wurden im Laufe der Entwicklung von den Pteridophyta zu den Gymnospermae und den Angiospermae immer zweckentsprechender ausgestaltet.

Bei den Pteridophyta ist der Sporophyt homoiohydriech (seltener sekundär poikilohydriech); der Gametophyt, das Prothallium, ist hingegen noch sehr schlecht an das Landleben angepaßt und deshalb an jedenfalls zeitweise sehr feuchte Standorte gebunden; die Wasseraufnahme erfolgt durch kurze Rhizoiden. Aber auch bei den ausdauernden Sporophyten ist das tracheidale Leitungssystem noch wenig leistungsfähig. An Standorten mit vorübergehen-

der Trockenheit halten nur Arten aus mit reduzierter Blattfläche wie *Equisetum* oder sekundär poikilohydre Arten (siehe unten).

Auch die Baumarten der Steinkohlenwälder, die Lepidodendren und Sigillarien hatten eine geringe Blattoberfläche und waren an nasse Standorte mit warmem Klima gebunden.

5.2.3 Sekundär poikilohydre Pflanzen

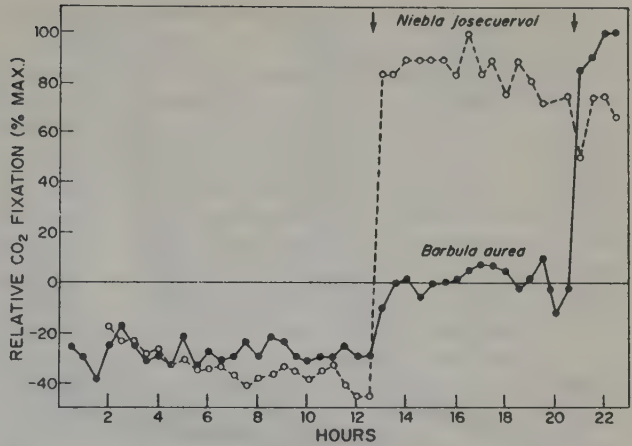
Sofern die Pteridophyta heute in ariden Gebieten oder an vorübergehend trockenen Standorten vorkommen, wie Arten der Gattungen *Ceterach*, *Notholaena*, *Cheilanthes*, *Pellaea*, *Actiniopteris*, *Selaginella* u. a., sind sie zur sekundär poikilohydrischen Lebensweise übergegangen (ZIEGLER und VIEWEG 1970). Selbst in feuchten Gebieten trifft man sie auf Felsen oder als Epiphyten an; in Zambia z. B. sind es über 15 Arten (KORNAS 1977).

Die Austrocknungsfähigkeit wird durch Zellverkleinerung und Vakuolenreduzierung erreicht bzw. durch Ausfüllen der Vakuolen mit Phloroglucin-Gerbstoffen, die sich beim Austrocknen verfestigen (ROUSCHAL 1939). Die mechanischen Schäden des Protoplasmas werden außerdem durch leichte Deformierbarkeit der Zellen beim Zusammenrollen der Blätter verhindert (WALTER und BAUER 1937); auch haben die Prothallien von *Ceterach* die Fähigkeit zum völligen Austrocknen (OPPENHEIMER und HALEVY 1962). Von den Moosen haben Arten, die nur an feuchten Standorten vorkommen (z. B. *Hookeria splendens*), sehr große Zellen, solche, die vorübergehend immer wieder austrocknen, dagegen meist kleine, länglich-schmale, die leicht deformierbar sind. Auch sie sind sekundär poikilohydre Arten, die im Gegensatz zu den primär poikilohydrischen Arten nicht in feuchter Luft, sondern erst bei Benetzung mit Wasser wieder aktiv werden.

Das wurde neuerdings sehr eindrucksvoll durch Versuche im Laboratorium von LANGE (1980) bestätigt. Er verglich die Photosynthese bei 96 % Luftfeuchtigkeit von dem sekundär poikilohydrischen Moos *Barbula aurea* aus der Sonora-Wüste mit der von der typisch poikilohydrischen Flechte *Niebla josecuervoi* aus der Nebelwüste Niederkaliforniens. Die CO₂-Assimilation der letzteren war sehr intensiv, während sie beim Moos erst nach Besprühen mit Wasser einsetzte (Abb. 49). Die Abhängigkeit der Photosynthese des Mooses vom Wassergehalt gibt Abb. 50 wieder. Sie ist maximal bei einem Wassergehalt von 200 % (bei einer maximalen Hydratur, aber ohne Kapillärwasser, weil

¹ Das gilt auch für die Moose (Bryophyta), über deren Entstehung und deren Rolle bei der Besiedlung des Landes nichts bekannt ist. Mit den Pteridophyten haben sie das Archegonium gemein, was vermuten läßt, daß der Zeitpunkt ihrer Entstehung zusammenfällt. Vielleicht spielten sie während der Pteridophytenzeit eine größere Rolle in der Bodenschicht der Vegetation, doch fehlen Fossilreste.

Abb. 49: CO_2 -Umsatz von Moos *Barbula aurea* und der Flechte *Niebla josecuervoi* bei einer Temperatur von 10°C und in dampfgesättigter Luft. Der Versuch begann mit luftgetrockneten Thalli in Dunkelheit. Der erste Pfeil zeigt den Beginn der Belichtung ($175 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$), bei dem zweiten Pfeil wurden die Thalli durch Vernebelung benetzt. In dampfgesättigter Luft quillt die Flechte und assimiliert CO_2 im Licht, das Moos dagegen erst bei Benetzung (nach RUNDEL und LANGE 1980).



letzteres die CO_2 -Diffusion in die Blätter hemmt). In Nebelwüsten ohne Niederschlag, z. B. in der Namib, findet man nur Flechten, während im regenreichen Klima Islands die Pioniere auf der jungen Vulkaninsel Surtsey Moose sind (vgl. p. 143).

Die Pteridophyten wurden im Laufe der Erdgeschichte von den Gymnospermen abgelöst. Unter diesen kennt man keine sekundär poikilohydrischen Arten. Die lange Trockenheit vertragende *Welwitschia* ist eine homoiohydre Art der Wüste (s. Bd. 2).

Aber alle Spermatophyten d. h. Gymnospermen und Angiospermen, besitzen ein poikilohydrisches Entwicklungsstadium, das die Ausbreitung ermöglicht – den Embryo im Samen mit vakuolenfreien Zellen, die Austrocknen vertragen. Erst wenn der Same Wasser aufnimmt und

quillt, also bei hoher Hydratur, beginnt zunächst die Atmung und dann auch die Zellteilung und Zellstreckung mit Vakuolenbildung, d. h. die Keimung, die den Verlust der Austrocknungsfähigkeit nach sich zieht.

Die Atmungsintensität der quellenden Samen hängt vom Quellungsgrad (also der Hydratur), aber auch von der Temperatur ab. Für Fichtensamen zeigt das Abb. 51. Auffallend ist, daß dabei die O_2 -Aufnahme größer ist als die CO_2 -Abgabe, der Atmungskoeffizient somit kleiner als 1 ist. Das beweist, daß als Atmungs-material die im Endosperm gespeicherten Fette dienen. Die Zellen der verschiedenen Gewebe des Samens besitzen bei verschiedenen Quellungsgraden stets dieselbe Hydratur.

Die Atmungsintensität scheint linear mit der

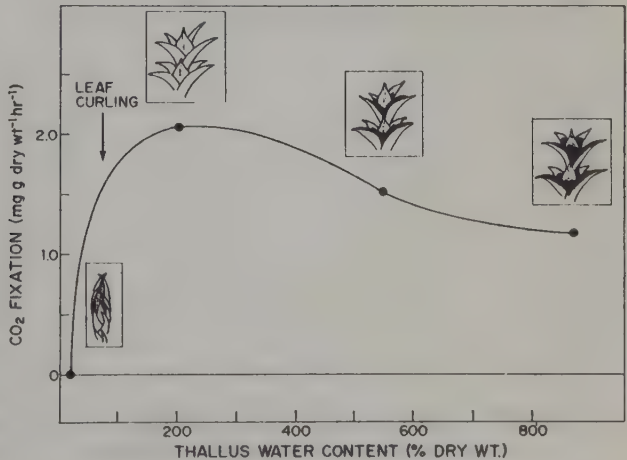


Abb. 50: Netto-Photosynthese (CO_2 -Assimilation) am Licht bei 20°C in Abhängigkeit vom Wassergehalt der *Barbula aurea*-Sprosse. Das Maximum wird erreicht, wenn die Sprosse wassergesättigt sind und kein Wasser von den Blättchen kapillar festgehalten wird (Wasser = schwarz bei Stadium 3 und 4). Nach RUNDEL und LANGE 1980).

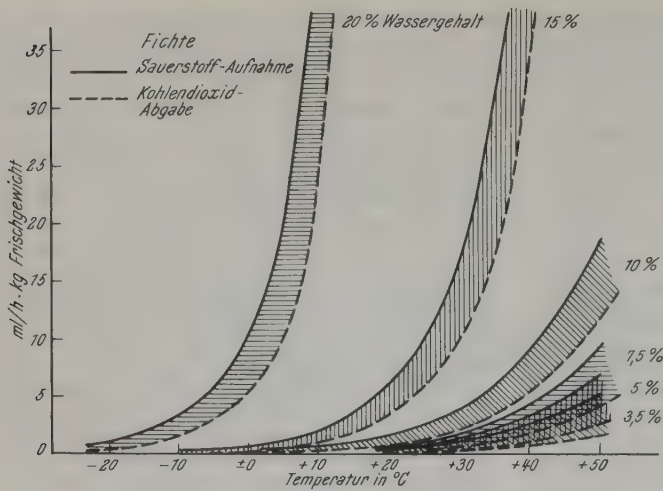


Abb. 51: Sauerstoffaufnahme und Kohlendioxidabgabe bei Fichtensamen in Abhängigkeit von Temperatur und Wassergehalt (nach SCHÖNBORN 1965).

Hydratur anzusteigen, denn die Kurve in Abhängigkeit vom Quellungsgrad zeigt denselben Verlauf wie die Quellungskurve in Abhängigkeit von der Hydratur, d. h. sie steigt zunächst langsam an, dann aber nach einer Biegung sehr rasch (vgl. Abb. 52 mit Abb. 53). Da man bei Fichtensamen mit einem minimalen Wassergehalt von 3,5 % (bei Gerstenkörnern sogar von nur 1,5 %) noch eine geringe Atmung nachweisen kann, so dürfte der Anabiosezustand der Samen *kein absolut latenter Zustand* sein, was erklärt, warum trockene Samen ihre Keimfähigkeit nicht unbegrenzt behalten.

Erwähnt sei, daß die vakuolenlosen Pollenkörner der Spermatophyten sich auch wie poikilohydre Zellen verhalten, d. h. völliges Aus-

trocknen vertragen und erst nach Aufquellen bei über 96–98 % hy auskeimen.

Weitere Einzelheiten über das Verhalten der Samen sowie Literaturhinweise findet man bei WALTER und KREB (1970, pp. 109–116).

Im Gegensatz zu den Gymnospermae gibt es bei den Angiospermae einzelne sekundär poikilohydre Arten, die an sehr flachgründigen Felsstandorten wachsen und während der Dürrezeiten keine Möglichkeit haben, Wasser aufzunehmen, zugleich aber auch kein Wasser wie sukkulente Arten speichern. Zu nennen wären: Die einzigen europäischen Gesneriaceengattungen *Ramonda* und *Haberlea* (Iberische Halbinsel, Balkan), die Cyperacee *Afrotrilepis pilosa* (*Eriospira pilosa*) auf Granitkuppen der Sierra Leone

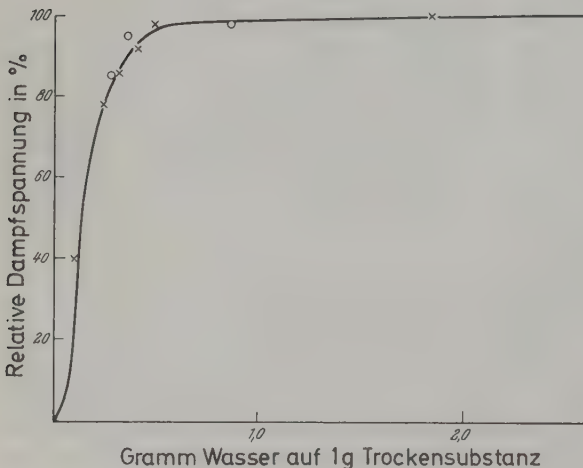


Abb. 52: Abhängigkeit des Wassergehaltes der Moose von der relativen Dampfspannung. x Werte aus den Versuchen von MAYER und PLANEFOL 1924. o selbst bestimmte Werte (der Wert für 100 % liegt außerhalb der Figur). Nach WALTER 1925. Vgl. dazu Abb. 53.

(W-Afrika), die am besten untersuchte Art *Myrothamnus flabellifolia* (in Südafrika, eine andere Art auch auf Madagaskar) und die Scrophulariacee *Chamaeigigas intrepidus* (ZIEGLER und VIEWEG 1970), eine Wasserpflanze in periodisch austrocknenden kleinen Wasserbecken; nur ihre basalen Blätter sind austrocknungsfähig, nicht aber die Schwimmblätter. Dazu kommen verschiedene felsbewohnende Velloziaceen und in Südafrika noch die Scrophulariacee *Craterostigma* (2 Arten), die Graminee *Oropetium capense* und die Cyperacee *Coleochloa setifera*. Nach GAFF (1980) soll es 83 Arten von Samenpflanzen geben, die Austrocknung vertragen; bei einigen allerdings nicht alle Teile. Monocotyledonen bleichen dabei aus, ergrünen aber nach Befeuchten wieder. Die einschlägige Literatur wurde von BEWLEY und KROCHKO (1982) zusammengestellt, doch wurde nicht zwischen primär und sekundär poikilohydrischen Pflanzen unterschieden.

5.2.4 Besondere Anpassungen der homoiohydrischen Angiospermen an die Hydraturverhältnisse

Heute spielen die Pteridophyten für den Aufbau der Pflanzendecke keine große Rolle. Baumfarne kommen nur in der Nebelstufe tropischer Gebirge und im sehr feuchten Klima der Südhemisphäre vor.

Schon in der Trias verdrängten die Gymnospermae die Pteridophyten. In der Jurazeit spielten die Ginkgoen auf der Nordhemi-

sphäre eine große Rolle, die heute bis auf ein Vorkommen in China ganz ausgestorben sind, aber in Botanischen Gärten gut gedeihen. Die Gymnospermen waren den Pteridophyten überlegen, weil sie kein selbständiges Prothallium-Stadium haben, das schlecht an das Landleben angepaßt ist. Ihr Leitungssystem besteht aber immer noch aus langen Tracheiden; damit im Zusammenhang steht die Tatsache, daß die Blätter bei den Coniferen meist als Nadeln oder Schuppen stark reduziert erscheinen, selbst wenn sie auf feuchten Biotopen wachsen.

Am besten angepaßt an das Landleben sind die Angiospermae. Bei diesen ist das Prothallium ganz reduziert und im Embryosack eingeschlossen, auch die Befruchtung erfolgt innerhalb des geschlossenen Fruchtknotens. Das Leitungssystem besitzt oft weitlumige Tracheen, die Blätter können in den feuchten Tropenwäldern außerordentlich groß sein; sonst paßt sich die Blattfläche an die jeweilige Wasserversorgung an. Die Angiospermen verdrängten die Gymnospermen. Nur in dem für die Blütenpflanzen ungünstigen kalten borealen Klima und in den oberen Höhenstufen der Gebirge konnten sich die Coniferen auf der Nordhemisphäre als vorherrschende Baumschicht in den Wäldern halten. In dem extremsten, kontinentalen ostsibirischen Raum wirft *Larix* in der hellen Taiga im Winter die Nadeln ab, ebenso an der Waldgrenze der Zentralalpen.

Auf der Südhemisphäre ist die Bedeutung der Coniferen noch geringer. Araucarien und Podocarpaceen haben sich nur in kleineren Gebieten gehalten, dort, wo für die immergrünen Laub-

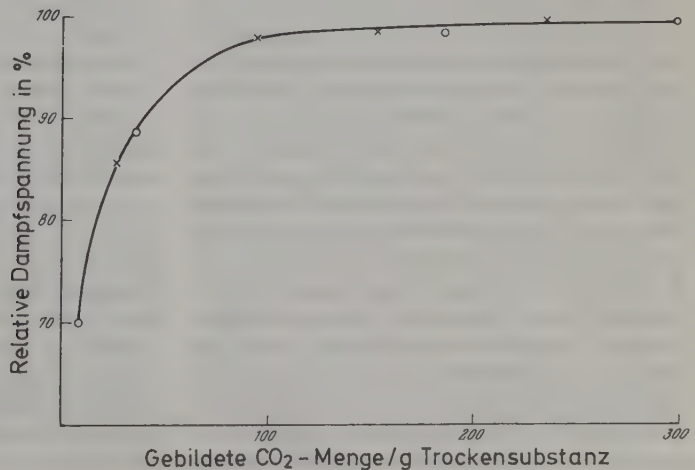


Abb. 53: Abhängigkeit der Atmung von der relativen Dampfspannung bei Moosen. x Werte aus Versuch von MAYER und PLANTEFOL 1924. o selbst bestimmte Werte. Nach WALTER 1925.

wälder Grenzbedingungen herrschen: Die *Araucaria* in Süd-Brasilien im Übergangsgebiet zur Pampa, in Chile (zusammen mit *Austrocedrus*) in hohen Gebirgslagen und in Australien sowie auf der Insel Norfolk; *Podocarpus* findet man in den Tropen meist nahe der alpinen Baumgrenze, verschiedene andere Coniferen auf tropischen Torf- und Heideböden.

Den Angiospermen gelang es praktisch die ganze Geo-Biosphäre zu erobern. Die Ausgangsform scheint der immergrüne Baum gewesen zu sein, der ja auch für die Coniferen typisch ist. Es haben sich dann jedoch die verschiedensten Lebensformen mit den spezifischen ökologischen Anpassungen herausgebildet und zwar jeweils bei verschiedenen Familien oder Gattungen unabhängig voneinander. Dabei spielt die Anpassung an die besonderen Hydraturverhältnisse die Hauptrolle, wobei sich die kalte Jahreszeit wie eine Dürrezeit auswirkt: Laubabwerfende Baumarten sind in den Tropen während der Trockenzeit blattlos, in der gemäßigten Zone sind sie es aber in der kalten Jahreszeit. Die Raunkiaer'schen Lebensformen der Therophyten, Geophyten oder Chamaephyten können ebenfalls Anpassungen an die Dürre in ariden Gebieten oder an die kalte Jahreszeit in den nördlichen Klimazonen sein.

Bei den ökologischen Typen der Lianen und Epiphyten, die sich an die besonderen Lichtverhältnisse im tropischen Regenwald angepaßt haben, spielt die erschwerte Wasserversorgung auch eine wichtige Rolle, was bei den Lianen in Besonderheiten der Leitbahnen zum Ausdruck kommt, bei den Epiphyten im Bau der Luftwurzeln oder der wasserspeichernden Organe usw.

Nur bei den sekundär wieder zum Leben im Wasser übergegangenen Angiospermen – also den Wasserpflanzen – ist eine hohe Hydratur der Protoplasten (hohes osmotisches Potential des Zellsaftes) stets gewährleistet. Diese Lebensweise im Wasser findet man bei ganzen Familien, z. B. den Potamogetonaceae, den Nymphaeaceae, aber auch nur bei einzelnen Gattungen, z. B. bei *Myriophyllum* (Haloragidaceae) oder *Jussieuia* und *Trapa* unter den Onagraceae; bei der Gattung *Ranunculus* ist es nur die Section *Batrachium*, zu der ausschließlich Wasserpflanzen gehören. 45 Arten der Angiospermen, die in den Verwandtschaftskreis der Familien der Zosteraceae und Hydrocharitaceae gehören, sind sogar zum Leben im Meere zurückgekehrt. Sie vertragen die volle Salzkonzentration des Meerwassers; die Zahl der im

Brackwasser vorkommenden Arten ist noch größer.

Doch gehören diese Hydrophyten des Süß- und Meerwassers zu Ökosystemen der Hydro-Biosphäre, mit der wir uns nicht befassen.

Sehr spezielle morphologisch-anatomische Anpassungen mußten die Pflanzen der ariden Gebiete ausbilden, um eine hohe Hydratur bei erschwelter Wasserversorgung aufrechtzuerhalten, wobei die erwähnte Anpassung an eine sekundär poikilohydre Lebensweise bei den Angiospermen eine Ausnahme ist. Eine besondere höhere physiologische Trockenresistenz des Protoplasmas, wie häufig angenommen wird, besitzen diese Arten jedoch nicht.

Diese Anpassungen entwickelten sich bei den einzelnen Familien unabhängig voneinander. Die dadurch bedingte Formenmannigfaltigkeit ist sehr groß, doch kommen Konvergenzen vor. Im einzelnen werden wir sie im speziellen Teil (Band 2) kennenlernen. Hier sollen nur die Haupttypen besprochen werden, die oft durch Übergänge verbunden sind.

Man hat dürreausweichende und dürreertragende Arten unterschieden. Aber der Dürre ausgesetzt sind in ariden Gebieten alle Pflanzen, sofern ihre Wasseraufnahme aus dem Boden erschwert ist. Es fragt sich nur, in welchem Zustand sie die Dürre überstehen. Dies geschieht z. B.:

1. Als Samen bei den *Ephemeren*,
2. als unterirdische Speicherorgane bei den *Geophyten* (= *Ephemeroiden*)
3. als ganze Sprosse im anabiotischen (latent) Lebenszustand bei *poikilohydran Arten*
4. als lebende Sprosse in einem gewissen Ruhezustand bei den kein Wasser speichernden *Xerophyten*
5. im aktiven Zustand auf Grund von gespeicherten Wasservorräten bei *Eu-Sukkulenten*.

Von diesen 5 Typen brauchen wir über die Ephemeren und Ephemeroiden nicht viel zu sagen. Sie bilden ihre Sprosse und Blütenstände in den ariden Gebieten nur aus, wenn der Boden nach gutem Regen durchfeuchtet ist, so daß sie keine besonderen morphologischen oder physiologischen Anpassungen aufweisen. Zu ihnen gesellen sich oft sogar annuelle Unkrautarten der humiden Gebiete, z. B. *Erodium cicutarium* bei Tucson, Arizona (USA). Andere Winterannuelle erinnern an die Frühlingspflanzen der gemäßigten Zone, die Sommerannuelle an die annuellen Arten der feuchten Tropen. Ihre Entwicklung hängt jedoch sehr stark von

der Regenmenge in den einzelnen Jahren ab. In den extremsten Wüsten mit sehr seltenen episodischen Regen sind die Ephemeriden, deren Samen viele Jahre ruhen können, die einzigen vorkommenden Arten. Aber der Dürre weichen sie nicht aus; das können nur die beweglichen Tiere, indem sie feuchte Nischen aufsuchen.

Die poikilohydrischen Arten wurden bereits besprochen (5.2.3).

Unter den Xerophyten, zu denen wir die wasserspeichernden Sukkulanten nicht rechnen, unterscheiden wir drei Typen nach der zunehmenden Dürresistenz:

- a) malakophylle Xerophyten,
- b) sklerophylle Xerophyten,
- c) stenohydre Xerophyten.

a) Die *malakophyllen Xerophyten* besitzen, wie der Name besagt, weiche und häufig dicht behaarte Blätter. Zu Beginn der Trockenzeit sind die Blätter relativ groß; sie transpirieren stark, infolgedessen wird die Wasserbilanz mit fortdauernder Dürre gestört, die Zellsaftkonzentration steigt, d. h. die Hydratur nimmt ab und die neugebildeten Blätter sind kleiner und noch dichter behaart (also xeromorph), die großen Blätter vertrocknen, bei langanhaltender Dürre auch die kleineren, so daß nur die Sproßspitzen mit kleinen Blattanlagen verbleiben und die Wasserverluste dann gering sind. Nach Regen nehmen die Pflanzen rasch Wasser auf, die Zellsaftkonzentration fällt auf die normale Höhe ab und unter den günstigen Hydraturverhältnissen wachsen die überdauernden Blattanlagen zu großen mehr hygromorphen Blättern aus.

Zu dieser Gruppe gehören viele krautige Arten (Lamiaceae, Asteraceae) der Steppen, die Halbsträucher (*Artemisia* spp.) der Halbwüsten, die *Cistus*-Arten des mediterranen Gebietes, in der Sonora-Wüste z. B. *Encelia farinosa* (vgl. Bd. 2).

Abb. 54 (oben) zeigt die jahreszeitlich bedingte Veränderung der Zellsaftkonzentration (potentieller osmotischer Druck) für 3 malakophyllen Arten des mediterranen Gebietes.

Die Arten sind hydrolabil, d. h. die Hydratur schwankt stark. Nur bei höherer Hydratur im Frühjahr nach der Winterzeit und im Herbst zu Beginn der Regenzeit, treiben die Pflanzen aus.

b) Die *sklerophyllen Xerophyten*, Holzpflanzen mit harten durch mechanische Gewebe ausgesteiften Blättern oder Rutensträucher, die assimilierende Zweige besitzen und die kleinen

Blättchen gleich zu Beginn der Dürre abwerfen, bleiben während der Dürrezeit aktiv, schränken jedoch durch Stomata-Schluß die Transpiration umso mehr ein, je schwieriger die Wasseraufnahme aus dem Boden wird. Man trifft sie dort, wo der Boden in den tieferen, von den Wurzeln noch erreichbaren Schichten dauernd aufnehmbares Wasser enthält. Dieser Typus ist insbesondere im Zonobiom IV vertreten mit starkem Winterregen und langer Sommerdürrezeit, kommt aber zum Teil auch in Wüsten vor. Die Arten regulieren ihre Wasserbilanz durch die Stomata. Sie sind hydrostabil, d. h. die Zellsaftkonzentration, also auch die Hydratur des Plasmas schwankt wenig, wie man aus Abb. 54 (unten) ersehen kann.

c) Die *stenohydrischen Xerophyten* zeichnen sich durch fast konstante Zellsaftkonzentrationen, also auch kaum schwankende Hydratur aus. Sie sind noch nicht genau untersucht worden, obgleich sie gerade für die extremeren Wüsten mit nur seltenem Regen typisch sind. Zu Beginn der Dürre schließen sie ihre Stomata; sofern sie Blätter besitzen, vergilben diese, weil die Photosynthese unterbunden wird. Die kutikuläre Transpiration ist infolge der xeromorphen Anatomie der Achsenorgane äußerst gering, so daß sie nur minimale Wassermengen aus dem Boden aufzunehmen brauchen und mit dort vorhandenen, oft geringen Reserven selbst mehrere Jahre auskommen. Sie befinden sich während der langen Dürre in einem Hungerzustand. Infolge der Verarmung an Zuckern in den Vakuolen kann die Zellsaftkonzentration während der Dürre sogar etwas abnehmen. Aber völlig austrocknen darf der Boden nicht.

Eine besondere Gruppe bilden die *Eusukkulanten*. Sie unterscheiden sich von allen 3 besprochenen Xerophyten-Typen dadurch, daß sie auf völlig trockenen Böden lange Zeit durchhalten. Sie speichern während der günstigen Jahreszeit größere Mengen an Wasser und geben dieses während der Dürrezeit sehr sparsam ab. Ihr Wurzelsystem verläuft sehr flach in den oberen, während der Dürrezeit trockenen Bodenschichten. Auch die kleinen Saugwurzeln der Sukkulanten vertrocknen, nur die derben Wurzeln bleiben am Leben. Die Pflanze kapselt sich somit gegen den Boden ab. Aber sobald ein Regen fällt, der die oberen Bodenschichten befeuchtet, werden oft innerhalb 24 Stunden neue Saugwürzelchen gebildet, um die Wasserspeicher wieder aufzufüllen. Die Photosynthese wird im Zusammenhang mit dem *Diurnalen*

Säure-Rhythmus (vgl. 8.1) auch während der Dürrezeit aufrechterhalten.

Die Zellsaftkonzentration der Sukkulenten ist infolge der Wasserspeicherung besonders niedrig. Durch diese besonderen Anpassungen, vor allem durch die Sukkulenz, unterscheiden sich die Sukkulenten so stark von den besprochenen Xerophyten, daß man sie von diesen als besonderen Typus abtrennen muß. Ebenso scharf unterscheiden sie sich von den sukkulenten Salzpflanzen, die zu den Halophyten gehö-

ren (5.2.5), und als *Halosukkulanten* bezeichnet werden sollten.

Als Speicherorgan für das Wasser dienen die Blätter oder die Achsenorgane. Entsprechend unterscheidet man Blattsukkulanten (*Crassulaceae*, *Bromeliaceae*, epiphytische Orchideen, *Agave*, *Aloë*-Arten u. a.) bzw. Stammsukkulanten (*Cactaceae*, sukkulente *Euphorbia*-Arten, die Stapelien unter den *Asclepiadaceae* u. a.). Es gibt auch Arten, bei denen nur die unterirdischen Organe als Wasserspeicher dienen.

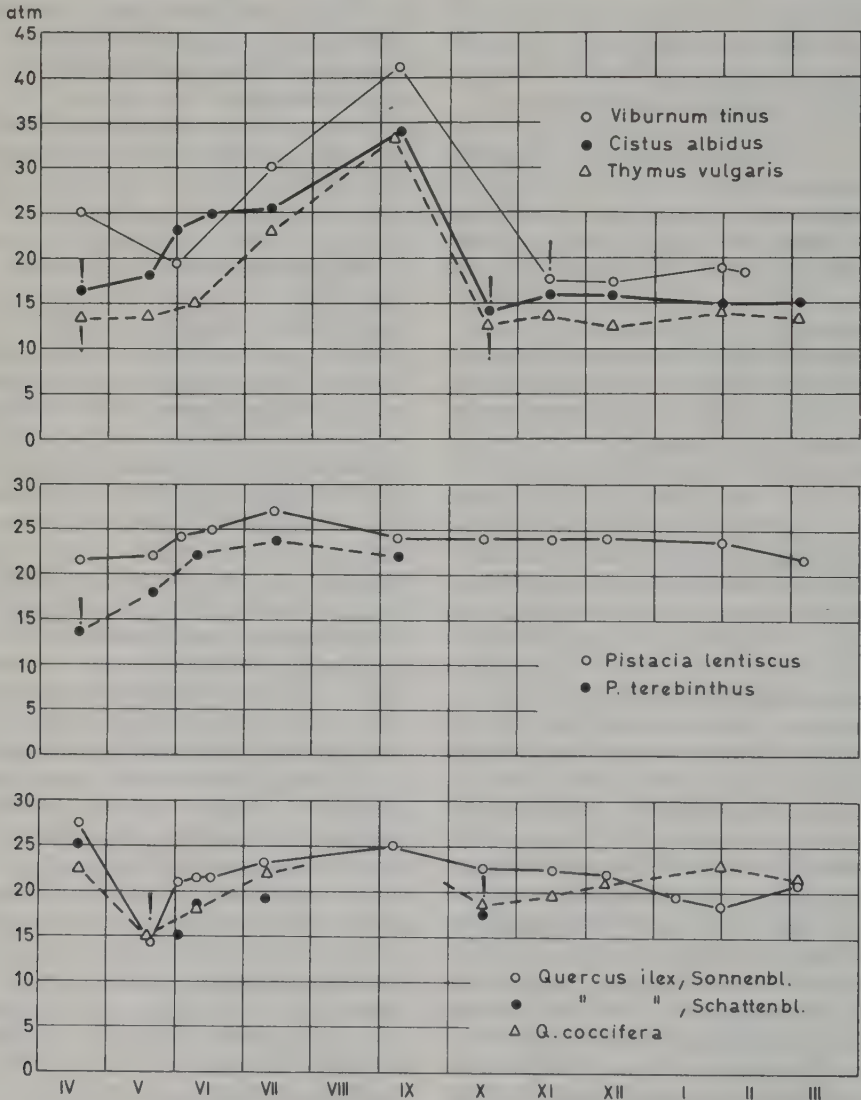


Abb. 54: Jahreskurven des potentiellen osmotischen Druckes (– osm. Potential) (in atm) bei sklerophyllen (Mitte und unten) und malakophyllen Arten (oben) (nach BRAUN-BLANQUET u. WALTER 1931). Abszisse: Monate von April bis März, ! = Zeit des Austreibens. Dürrezeit Juni–September.

Es wäre noch die morphologisch so auffallende Gruppe der Polsterpflanzen zu nennen. Es handelt sich sicher auch um eine Anpassung, die mit dem Wasserhaushalt zusammenhängt, aber wohl mehr im Zusammenhang mit der Windwirkung. Denn durch einen besonderen Reichtum an Polsterpflanzen zeichnet sich Patagonien mit ganzjährigen starken Winden aus, aber auch viele windreiche Hochgebirgsregionen.

Alle diese Anpassungen haben es den homoiohydren Angiospermen ermöglicht, die ganze Geo-Biosphäre zu besiedeln mit Ausnahme der Standorte, deren Böden sehr große Mengen leichtlöslicher Salze (NaCl , Na_2SO_4 , MgSO_4) enthalten und eine sehr niedrige Aktivität des Wassers (Hydratur) besitzen. Beispiele sind die Kavire im Iran, die Tsaidam-Wüste in Zentralasien, der Tuz-Gölü in Anatolien, die Great Salt Desert in Utah und viele Salzpflanzen in ariden Gebieten. Doch die Ränder dieser vegetationslosen Flächen und weniger extreme Salzböden wurden von einer anderen ökologischen Gruppe, den *Halophyten*, erobert. Mit diesen müssen wir uns deshalb noch näher befassen.

5.2.5 Die Halophyten

Gebiete, deren Böden höhere Konzentrationen leichtlöslicher Salze enthalten, tragen gegenüber benachbarten salzarmen Böden eine recht eigenständige, meist artenärmere Vegetation, die durch *Halophyten* (Salzpflanzen) gekennzeichnet ist. Nicht selten wird heute die Konzentrationsgrenze von 0,5% NaCl im Bodentrockengewicht pragmatisch zur Abgrenzung von Halophytenstandorten angenommen. Doch sagt dies wenig aus, denn viel entscheidender ist die Konzentration der Bodenlösung, die mit dem schwankenden Bodenwassergehalt sich sehr stark ändern kann. Eine bessere Charakterisierung der *Salzböden* ist möglich durch Bestimmung des austauschbaren Natriums im Vergleich zur Gesamtmenge austauschbarer Kationen. Auch eine Bestimmung der elektrischen Leitfähigkeit der Bodenlösung gibt eine eindeutige Aussage als der Bezug auf Bodentrockengewicht. Übersteigt der Natriumanteil an den austauschbaren Kationen 15% oder liegt die Leitfähigkeit im Bodensättigungsextrakt über $4\text{ m}\Omega^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$, dann spricht man von Salzböden. Diese Leitfähigkeit besitzt z. B. eine 0,2%-Kochsalzlösung (= 40 mmol NaCl).

Bei den Angiospermen gibt es mehrere Gruppen, in denen sich Halophyten herausgebildet haben. Den übrigen Kormophyten fehlen echte Halophyten ganz (vg. S. 10).

Salz wirkt auf Landpflanzen im allgemeinen toxisch. Im Gegensatz dazu benötigen die Eu-Halophyten der Angiospermen einen gewissen Salzgehalt für ein gutes Gedeihen. Diese Halophyten findet man bei Angiospermen meistens als sehr spezialisierte Arten oder Gattungen hauptsächlich bei stärker abgeleiteten Familien. Es handelt sich wahrscheinlich um eine recht junge Anpassung spezialisierter Taxa ganz bestimmter Formenkreise. Besonders zahlreiche Vertreter von Halophyten findet man unter den Chenopodiaceae, den Aizoaceae (*Mesembryanthemum* s.l.), den Zygophyllaceae, den Tamaricaceae, den Frankeniaceae, Plumbaginaceae (*Limonium*, *Limoniastrum*) und unter den Mangroven bei den Rhizophoraceae (*Rhizophora*, *Brugiera*, *Ceriops*), den Sonneratiaceae (*Sonneratia*), den Verbenaceae (*Avicennia*), den Myrsinaceae (*Aegiceras*), den Combretaceae (*Laguncularia*, *Lumnitzera*) und anderen, sowie in einigen Gruppen der Gräser, der Juncaceen und der Cyperaceen. Allerdings wenden die Monokotylen z. T. andere Mechanismen und Anpassungen an als die Dikotylen.

Die Besiedlung von Salzböden ist deshalb so schwierig für die Pflanzen, weil zu den *Besonderheiten des Wasserhaushalts noch die Regulierung des Salzhaushalts hinzukommt*. Um einer Salzlösung im Boden mit niedrigem osmotischem Potential Wasser entnehmen zu können, muß das osmotische Potential des Zellsaftes in der Vakuole noch etwas niedriger sein. Die Pflanze erreicht dies, indem sie zunächst mit dem Wasser soviel Salz aufnimmt, bis die osmotischen Kräfte der Bodenlösung äquilibriert sind. Aber zuviel Salz darf nicht aufgenommen werden, weil sich sonst auch die toxische Wirkung der Salze auf die Zellen auswirkt. Wurzeln sind im allgemeinen für Salze fast impermeabel. Es wird fast nur reines Wasser aus der salzigen Bodenlösung aufgenommen, das dann in den Leitungsbahnen unter sehr hohem Kohäsionszug steht (SCHOLANDER 1968).

Durch die Salzaufnahme werden in den Zellen oft osmotische Potentiale von -50 bar oder tiefer erreicht, also Werte, die man bei nicht halophilen Arten kaum findet. Das entspricht einer bei homoiohydren Arten sehr stark herabgesetzten Hydratur, die sich jedoch auf die Hydratation der Protoplasten in diesem Falle sogar

günstig auswirkt, weil die Ionen der Salzlösung, namentlich das Chlorid, auf Proteine stark quellend wirken. Die Chlorid-Ionen fördern daher in nicht zu hoher Konzentration die Entwicklung der *Eu-Halophyten* und bewirken eine Hypertrophie der Zellen, die als Halo-Sukkulenz zum Ausdruck kommt. Stärkere Anreicherung von NaCl in Blättern bewirkt auch stärkere Halo-Sukkulenz. Die formative Wirkung wird über hormonelle Regelkreise gesteuert. Primär handelt es sich wohl um die Wirkung von Chlorid-Ionen auf das Protoplasma. Das läßt sich besonders deutlich bei lokaler Einwirkung des Salzes nachweisen, wenn sich in Form von feinen Tröpfchen versprühtes Meersalz an der Meeresküste auf den Blättern der Luvseite von Sträuchern absetzt, während die Blätter im Windschatten kein Salz enthalten. Die Salzlösung dringt durch feine Risse z. B. in der Cuticula in die Blätter ein und diese werden auf der Luvseite allmählich halo-sukkulent, während die Blätter im Windschatten keine Veränderung erfahren. Der Salzgehalt der Blätter bei 9 untersuchten Arten (z. B. *Quercus virginiana*, *Iva imbricata*, *Ilex vomitoria* etc.) auf der Luvseite war z. B. 5–10 mal höher als im Windschatten und der Sukkulenzgrad 2–5 mal größer (BOYCE 1954). Bei der xeromorphen *Casuarina equisetifolia* nehmen die Kurztriebe, die normalerweise nur schuppenförmige stark reduzierte Blätter besitzen und an Schachtelhalm erinnern, an der Küste das Aussehen von sukkulenten Sprossen an, die dann *Salicornia* ähneln, wenn sie immer wieder mit versprühtem Meerwasser benetzt werden (SCHNELL 1963). Wie im einzelnen in der Gesamtpflanze die Regulierung der Salzaufnahme erfolgt, ist teilweise noch unklar. In den meisten Fällen hat man eine sehr ausgeprägte osmotische Adaptation vor sich, die das Saugspannungsgefälle, das zur Wasseraufnahme erforderlich ist, aufrechterhält (Abb. 55).

Aufgrund des unterschiedlichen Verhaltens der Pflanzen gegenüber hohem Salzangebot im Substrat (Salzbelastung), kann man verschiedene Anpassungstypen unterscheiden. Die *Nicht-Halophyten* oder *Halophobe*¹ gehen wegen feh-

lender osmotischer Anpassung bei Salzeinwirkung an Wassermangel ein, da das osmotische Gefälle zur Wasseraufnahme nicht wieder hergestellt wird, oder bei Aufnahme von Salz dieses auf sie stark toxisch wirkt.

Die *fakultativen Halophyten* (auch als Pseudo-Halophyten bezeichnet) sind zu einem gewissen Grade in der Lage, ihr Aufnahmesystem in der Wurzel durch Salzaufnahme osmotisch zu adaptieren. Kennzeichnend scheint zu sein, daß durch Ionenaustauschvorgänge im Xylem-

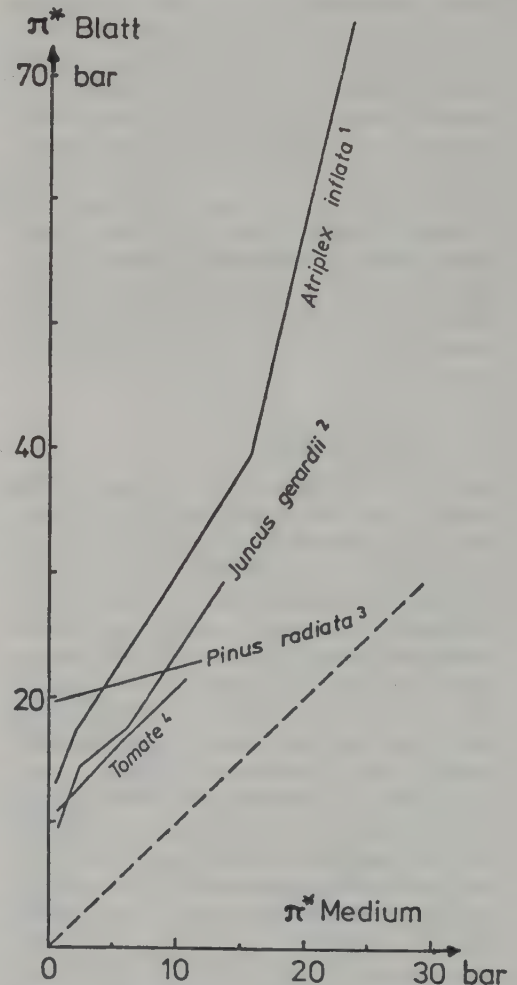


Abb. 55: Osmotische Anpassung bei einigen Halophyten und Nicht-Halophyten (aus ALBERT 1982 1 nach ASHBY & BEADLE 1957, 2 nach ROZEMA 1976, 3 nach SANDS & CLARKE 1977, 4 nach SLATYER 1961). Ordinate: Potentieller osmotischer Druck des Zellsaftes. Abszisse: Potentieller osmotischer Druck des Nährmediums.

¹ Man spricht oft von «Glykophyten», obwohl weder ihr Zellsaft noch der Boden, auf dem sie wachsen, «süß» sind. Man hat die Bezeichnung von dem deutschen Wort «Süßwasser» abgeleitet, das im Englischen «fresh water» heißt. International ist «Glykophyt» mißverständlich.

parenchym der Wurzel Salz festgehalten wird, um das Sproßsystem salzarm zu halten. Überhaupt dürften Ionenaustauschvorgänge zwischen dem Leitsystem und dem umgebenden Parenchym eine besonders wichtige Rolle bei der Ausprägung der Salztoleranz und beim Zustandekommen der spezifischen Ionenverhältnisse spielen. Dies drückt sich strukturell sogar in manchen Fällen, wie bei *Puccinellia* (STELZER u. LÄUCHLI 1978) darin aus, daß der Endodermis in der Wurzel eine innere, suberinisierte Rindenschicht mit Durchlaßzellen vorgelagert ist. Diese «doppelte Endodermis» könnte für selektiven Kalium- und gehemmten Natriumtransport in den Zentralzylinder verantwortlich sein.

Bei den Eu-Halophyten wirkt das Wurzelsystem wie ein Ultrafilter, das nur wenige Salze in das Leitsystem durchläßt. Diese Salze reichern sich in den transpirierenden Organen an und rufen deren Halo-Sukkulenz hervor: Blattsukkulenz bei *Suaeda*, *Salsola* u. a. oder Sproßsukkulenz bei *Salicornia*, *Arthrocnemum* u. a.

Die *Rekretohalophyten* sind Arten, die etwas mehr Salz aufnehmen und einen großen Teil davon laufend wieder ausscheiden¹. Dies ist durch Salzdrüsen (Abb. 56) oder Blasenhaare

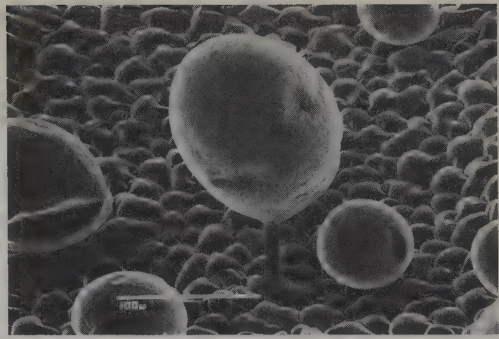


Abb. 57: Raster-elektronenoptische Aufnahme der oberen Epidermis von *Atriplex hortensis* mit Blasenhaaren (phot. P. Gerstberger, aus Schirmer & Breckle 1982).

(Abb. 57) möglich, aber auch durch Abwurf ganzer Organe, z. B. salzreicher, alter Blätter. Letzteres ist bei vielen fakultativen Halophyten ebenfalls bekannt, z. B. bei *Juncus* durch frühes Vergilben (STEINER 1934).

Salzdrüsen der Rekretohalophyten i. e. S. findet man bei *Avicennia*, *Tamarix*, *Limonium*, *Frankenia*, *Glaux* und Salzgräsern wie *Aeluropus*, *Distichlis* usw., (LIPSCHITZ und WASEL 1982) Blasenhaare dagegen bei Trichohalophyten: *Atriplex*, *Obione*, *Halimione*, *Chenopodium*, *Salsola sclerantha* (SCHIRMER und BRECKLE 1982) und vielleicht bei manchen Aizoaceae (vgl. auch OSMOND et al. 1980).

Bei *Glaux* regulieren Salzdrüsen den Salzhaushalt, allerdings ist ihre Wirksamkeit begrenzt; bei 150 mM NaCl in der Nährlösung erhöhte sich die Na⁺-Ausscheidung auf das 20fache, Cl⁻ auf das 5fache; bei 300 mM NaCl war für Na⁺ nur noch die 10fache, für Cl⁻ die doppelte Menge gegenüber salzfreier Kontrolle nachweisbar (ROZEMA 1975). Kalium wurde in Spuren ausgeschieden. *Glaux* ist somit ein salzrekretierender, fakultativer Halophyt. Sein Wachstum wird durch NaCl (bis 150 mM) nicht gefördert, aber auch nicht gehemmt. Bei *Juncus* gilt dies nur für *J. gerardi* bis 60 mM NaCl. Ein Überleben bis 300 mM NaCl weist diese Art und auch *Juncus maritimus* auf, während *Juncus alpino-articulatus* und *Juncus bufonius* eher halophob sind (ROZEMA 1976). Bei keiner der *Juncus*-Arten wurde Sukkulenz beobachtet, ebensowenig eine Zunahme des Gehalts an organischen Säuren (z. B. Oxalat). Der osmotische Wert des Zellsaftes wird bei den letzten beiden erwähnten *Juncus*-Arten bei Salzbelas-

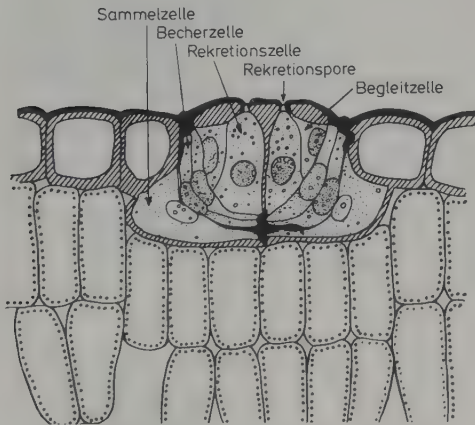


Abb. 56: Salzdrüse aus der Blattepidermis von *Limonium gmelinii*. Ein Beispiel einer sehr komplex gebauten Salzdrüse. Die cutinisierten Zellwände sind schwarz angegeben (nach Ruhland 1915).

¹ Als Rekrete werden nach FREY-WISSLING Ausscheidungen der Pflanzen bezeichnet, die in derselben Form wieder abgegeben werden, wie sie aufgenommen wurden (z. B. NaCl).

stung überreguliert, bei den ersten beiden angepaßt.

Zwischen den einzelnen Halophytentypen gibt es Übergänge und Überlappungen. So gibt es Arten, die mehr als einem Anpassungstyp zugehören, z.B. manche *Atriplex*-Arten oder *Halimione*, die Blasenhaare ausbilden und gleichzeitig auch sukkulent werden können.

Neben dem rein osmotischen Effekt ist bei den Halophyten stets auch der ionenspezifische toxische Effekt des Chloridions, des Natriumions und anderer Salzionen (HCO_3^- , SO_4^- , Mg^{++} , Ca^{++} , H_2PO_4^- , H_2BO_3^-), die in zu großen Mengen im Substrat angereichert sein können, zu unterscheiden.

In Wüsten, wo salzhaltige Böden vorwiegend in Senken auftreten, kommen Wüstenhalophyten in diesen oft unmittelbar neben nicht halophytischen Wüstenxerophyten auf kleinen salzfreien Erhebungen vor. Man muß sie scharf unterscheiden, ebenso wie sukkulente Halosukkulanten und halophobe Eu-Sukkulanten. Leider wird das selbst in ökologischen Arbeiten meist nicht getan, obgleich es sich um ganz verschiedene ökologische Typen handelt. Übergangsformen zwischen beiden Typen sind bisher lediglich von den Aizoaceae (Mesembryanthemen) bekannt (siehe S. 107).

Die Zellsaftkonzentration ist bei Halophyten immer hoch (niedriges osmotisches Potential), bei den Wüstenxerophyten dagegen relativ niedrig, bei den Eu-Sukkulanten besonders niedrig (hohes osmotisches Potential).

Betrachtet man die Zonierung der verschiedenen Halophyten-Typen in einzelnen Gebieten um Salzseen auf Inlandsstandorten, etwa entlang eines typischen Salzgradienten, so stellt man fest, daß auf den salzreichsten Standorten überwiegend stammsukkulente Eu-Halophyten dominieren, die dann weiter außen abgelöst

werden von blattsukkulanten Eu-Halophyten. Die nächste Zone enthält nicht selten mehrere Rekretohalophyten, entweder mit Salzdrüsen und/oder Blasenhaaren. In diese Zone sind aber auch dann schon fakultative Halophyten eingemengt, die schließlich weiter außen dominieren und den allmählichen Übergang zu den salzfreien Standorten vermitteln. Dies gilt ziemlich generell sowohl für Zonierungen im Bereich der Meeresküsten als auch etwa im Inland an den umfangreichen Salzstandorten z.B. in Utah, U.S.A (Abb. 58–59), im Iran oder Afghanistan und in Australien.

Neben den bisher angesprochenen unterschiedlichen Anpassungstypen sind in den letzten Jahrzehnten eine ganze Reihe weiterer Kri-

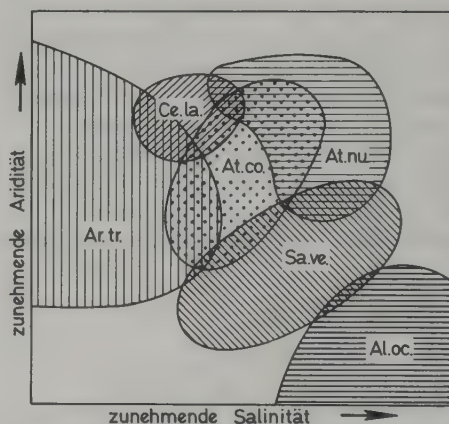


Abb. 59: Ariditäts-Salinitäts-Ökogramm für dominante Arten der Haloserie am Großen Salzsee/Utah (USA) (aus Breckle 1976). Art. tr. = *Artemisia tridentata*, Ce. la. = *Ceratoides lanata*, At. co. = *Atriplex confertifolia*, At. nu. = *Atriplex nutallii*, Sa. ve. = *Sarcobatus vermiculatus*, Al. oc. = *Allenrolfea occidentalis*.

Normale Haloserie am Großen Salzsee / Utah

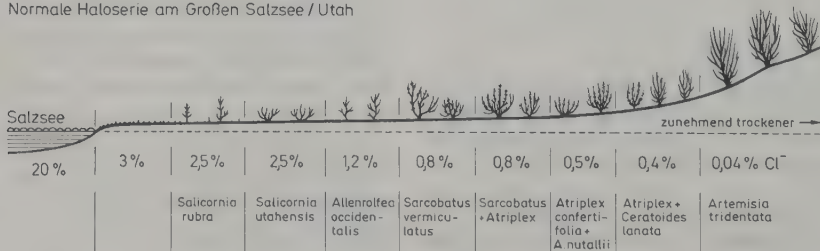


Abb. 58: Normale Haloserie am Großen Salzsee/Utah (USA) mit Angabe der Cl^- -Gehalte (in % des Bodentrg.) in den einzelnen Vegetationsgürteln (nach KEARNEY & al. 1914 verändert, aus BRECKLE 1976).

terien herangezogen worden, um halophile Pflanzen und salzhaltige Biotope zu klassifizieren.

Die Salzherkunft kann sich entscheidend auswirken. Manche Pflanzen sind gegenüber Salzstaub und Spritzwasser in Küstennähe unempfindlich (*Glaucium flavum*), dagegen empfindlich gegen Salz im Boden. Die Euhalophyten hingegen sind unempfindlich gegen Bodensalz. Aerohaline und hydrohaline Salzzufuhr wirkt danach unterschiedlich (STOCKER 1928).

Das Wachstum der Pflanzen in Abhängigkeit des Salzangebots ist eine weitere Möglichkeit der Unterscheidung verschiedener Salzpflanzentypen (KREEB 1964, vgl. Abb. 60). Eine wichtige Rolle spielt die chemische Charakterisierung durch die Elemente in den Aschenbestandteilen (DUVIGNEAUD & DENAYER-DESMET 1968), die über die Halophyten hinaus Hinweise zur Ökologie des Mineralstoffwechsels geben. Dies ist beispielsweise an der Ersetzbarkeit des Kaliums durch Natrium (HARMER et al. 1953; WEISSENBOCK 1969) erkennbar. Auf gleichartigen, salzhaltigen Böden verhalten sich die einzelnen Pflanzenarten recht unterschiedlich und bilden in ihrem Zellsaft ihre typische eigene, bestimmte Ionenzusammensetzung und Ionenkonzentration aus. Besonders bemerkenswert sind hierbei die Physiotypen (ALBERT und KINZEL 1973), die bestimmte Eigenheiten des Mineralstoffwechsels in bestimmten Taxa ausdrücken. Die Chenopodiaceae sind beispielsweise charakterisierbar als eine Pflanzenfamilie, die eine besondere Vorliebe für Alkali-Ionen

aufweist, insbesondere Natrium. Nur wenige bevorzugen Kalium (z. B. *Salsola kali*). Aber auch auf der Anionenseite ist eine Vorliebe für die Anionen starker Mineralsäuren gegeben.

Nach der Art der Anionen im Zellsaft (WALTER 1968) unterscheidet man einerseits Chlorid- und Sulfathalophyten, andererseits Alkalihalophyten, bei denen Oxalat überwiegt. Bei der Verwesung ihrer Streu bildet sich Na_2CO_3 , so daß der Boden alkalisch wird. Bei den Chenopodiaceen sind alle Typen bekannt. Die meisten der halophilen Formen in dieser Familie weisen jedoch eine reichliche Cl^- -Speicherung auf, bei der Besiedlung von Ruderalstandorten geht dies mit einer überdurchschnittlich hohen Nitrat- und Phosphatspeicherung einher. Insgesamt zeichnet sich die Familie der Chenopodiaceae durch ein sehr hohes Speichervermögen für Elektrolyte gegenüber anderen Pflanzengruppen aus, die ebenfalls halophile Formen hervorgebracht haben, etwa die Zygophyllaceae, Compositae, Poaceae. Diese Unterschiede äußern sich auch an den verschiedenartigsten Standorten. Das artspezifische Ionenmuster im Zellsaft wird hierbei durch die Bodenfaktoren meist aber wenig beeinflusst. Selbst auf Standorten, wo der Salzgehalt über Zehnerpotenzen hinweg differiert, bleibt das innere Ionenmilieu erstaunlich konstant (BRECKLE 1976). Andererseits gibt es aber auch Arten, die sehr viel stärker die edaphischen Ionenverhältnisse widerspiegeln.

Als besonderer Typus müssen die Mesembryanthemen betrachtet werden: Sie verhalten sich wie Eu-Sukkulenten, sind aber richtige halosukkulente Eu-Halophyten. Ihr Salzgehalt im Zellsaft kann sehr hoch sein. Gewisse Arten können 2 Jahre ohne Wasseraufnahme auskommen und trotzdem noch blühen.

Einen ganz anderen Physiotyp stellen die Gräser (Poaceae) dar. Hier werden selten NaCl -Konzentrationen in den Organen erreicht, die auch nur annähernd dem Durchschnitt der in Chenopodiaceae gefundenen Werte entsprechen. Eine Ausnahme könnte vielleicht *Spinifex hirsutus* auf den Vordünen an der Küste SW-Australiens sein; es ist das bisher einzige bekannte etwas sukkulente Gras, das stark halophil ist, aber die Salzkonzentration der sukkulenten Blätter wurde noch nicht bestimmt. Andererseits sind die Kaliumkonzentrationen meist höher als die des Natriums. Die Halophyten unter den Plumbaginaceae, Zygophyllaceae, Tamaricaceae, der Brassica-

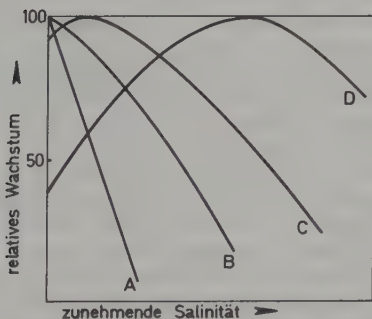


Abb. 60: Schematische Darstellung der Abhängigkeit des Wachstums vom Salzgehalt im Substrat bei verschiedenen Pflanzentypen: A: Halophobe, B: schwach salztolerante Nichtthalophyten, C: fakultative Halophyten, D: Eu-Halophyten (nach KREEB 1974).

ceae und Plantaginaceae sind nicht selten Sulfat enthaltende Physiotypen.

Zu den Begriffen obligat und fakultativ halophil hat ALBERT (1982) eine Reihe von Literaturangaben zusammengestellt, die zeigen, wie unterschiedlich diese Begriffe bisher gebraucht wurden. Die Mißverständnisse in der Anwendung der Begriffe sind die Folge einer unscharfen Trennung des ökologischen bzw. des physiologischen Verhaltens bestimmter Arten. Speziell an Sonderstandorten ist das physiologische und ökologische Optimum oft sehr weit voneinander entfernt. Der Grund hierfür liegt in der Konkurrenz (vgl. Teil 6).

Entscheidend für die Wettbewerbsfähigkeit ist jeweils das Wachstum der verschiedenen Entwicklungsstadien einer Art. Neuere Arbeiten (FREIJSEN 1971, BARBOUR 1970) zeigen experimentell, wie die unterschiedlichen Wettbewerbsverhältnisse in künstlichen Mischkulturen bei Halophyten aussehen. ROZEMA (1978) gibt als Beispiel das Wachstum zweier Ökotypen von *Juncus bufonius* an (vgl. Abb. 61). Der Küstenökotyp ist in der Trockensubstanzproduktion erst bei höheren Salzgehalten gegenüber den Inlands-Ökotypen überlegen, wobei es sich hier natürlich um eine relative Überlegenheit handelt.

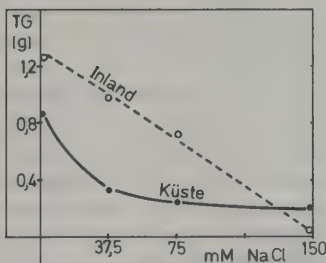


Abb. 61: Vergleich des Wachstums eines Inlands- und eines Küsten-Ökotyps von *Juncus bufonius* ssp. *bufonius* bei zunehmender Salinität, TG (g) = Trockengewicht in g (nach ROZEMA 1978).

Bei Halophyten, deren Entwicklung durch Salzzufuhr gefördert wird, liegen physiologisches und ökologisches Optimum näher zusammen. *Salicornia* wurzelt am natürlichen Standort sehr oft im Meerwasser, weist aber in zahlreichen Kulturversuchen meist schon bei der Hälfte dieser Salzkonzentration ihr Entwicklungsoptimum auf. Wie wohl bei allen Pflanzen und vielen Halophyten besitzt auch das Wurzelsystem von *Salicornia* bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit als Ultrafilter zu wirken, also zwar Wasser, aber nur geringe Mengen an Salzen durchzulassen.¹

Ein Übereinstimmung des physiologischen mit dem ökologischen Optimum ist nur bei sehr wenigen Arten beobachtet worden. ALBERT (1982) unterscheidet entsprechend unter Berücksichtigung verbreitungsökologischer Aspekte die folgenden vier Gruppen verschiedener Halophyten:

1. obligate Halophyten
2. fakultative Halophyten
3. standortsindifferente Halophyten
4. Nichthalophyten (Halophobe)

Schließlich müssen wir noch auf die Begriffe Salztoleranz und Salzresistenz eingehen. Unter Salzresistenz wird die Fähigkeit einer Pflanze verstanden, ein Überangebot an Salz am Standort ohne nennenswerte Beeinträchtigung ihrer Lebensfunktion zu ertragen. Salzresistenz enthält daher letztlich auch eine Eigenschaft des Protoplasmas – die Salztoleranz.

Zellphysiologische Untersuchungen zur Feststellung der Salztoleranz führte REEP (1939) aus, indem sie Blattschnitte in Salzlösungen steigender Konzentration legte und feststellte, bei welcher Konzentration die Zellen geschädigt wurden. Salzbeständige Protoplasten überleben 24 h Einwirkung von 4–8% NaCl, salzempfindliche sterben schon in Lösungen von 1–1,5% NaCl ab. Ökologisch lassen sich solche Versuche wenig auswerten. In der Pflanze sind die Salze zwischen den Organen, zwischen verschiedenen Geweben, ja zwischen einzelnen Organellen einer Zelle unter-

¹ Demgegenüber nimmt v. WILLERT (1968), der bei *Salicornia* am Meeresufer auf nicht bei Flut überschwemmten Pflanzen Tagesschwankungen des Chloridgehalts von Presssäften bis zu 20% feststellte, an, daß diese Salzmenge täglich durch die Wurzeln ausgeschieden und wieder aufgenommen werden, da angeblich keine wesentlichen Wassergehaltsschwankungen auftraten. Doch zeigen seine Abb. 3a und 3b, daß der Wassergehalt um 93 bzw. 92% des Frischgewichts liegt und täglich deutlich um etwa 2% schwankt. Eine Schwankung von 91–93% des Frischgewichts bedeutet jedoch auf Trockengewicht bezogen eine Schwankung von 20%, die somit den Schwankungen des Salzgehalts durchaus entspricht. Die angenommene Ausscheidung und tägliche Wiederaufnahme der Salze durch die Wurzel ist daher unnötig.

schiedlich verteilt; die Aufrechterhaltung einer ausgeprägten Kompartimentierung der Salzionen scheint hierbei besonders wichtig zu sein. Die überwiegende Menge an Salzen wird in der Vakuole abgelagert, das Cytoplasma ist dagegen wesentlich salzärmer. Die Salzkompartmentierung wird durch aktive Transportmechanismen, also unter Energieaufwand, durch Ionenpumpen in den Plasma- und Organell-Membranen erreicht und aufrechterhalten. Das entstehende osmotische Ungleichgewicht wird meist durch Anreicherung organischer Verbindungen im Cytoplasma ausgeglichen (diese werden heute als «compatible solutes» bezeichnet, infrage kommen vor allem Prolin, Glycinebetain und andere quaternäre Verbindungen, Cyclite usw.). Sie sind inzwischen in allen Halophyten nachgewiesen und scheinen teilweise taxonspezifisch zu sein.

Unter natürlichen Bedingungen enthält das Wasser des Transpirationsstroms in den Gefäßen und den Intermizellarräumen der Zellwände der Blattzellen, das unter hoher Zugspannung steht, auch bei Wassersättigung der Halophyten (bei den nicht salzausscheidenden) nach den Untersuchungen von SCHOLANDER (1966, 1968) nur sehr geringe Mengen an Salzen. Der Protoplast wird somit außen von fast reinem Wasser umspült und nicht wie bei den Versuchen von REPP von der Salzlösung, während er von dem salzreicheren Zellsaft in der Vakuole durch den Tonoplasten getrennt wird.

Den Begriff Salzresistenz muß man auf ganze Pflanzen beziehen, für einzelne Zellen oder Gewebe ist er weniger sinnvoll. So reagieren Zellkulturen von *Salicornia* und *Suaeda* (Abb. 62) und solche der salzempfindlichen Bohne (*Phaseolus*) fast gleichartig auf Salzzusätze im Nährmedium, zunächst nämlich mit erhöhtem Zellwachstum, während auf intakte ganze Pflanzen

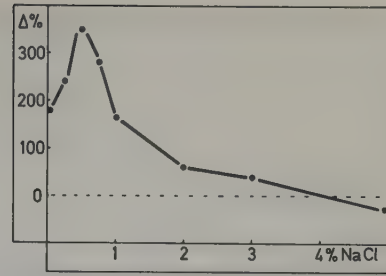


Abb. 62: Relative Trockengewichtszunahme in 9 Tagen bei Suspensions-Kulturen von *Suaeda maritima* bei unterschiedlicher Salinität des Nährmediums. Ordinate: Trockengewichtszunahme in % (verändert nach v. HEDENSTRÖM und BRECKLE 1974).

beider Arten Salz sehr unterschiedlich wirkt. (HEDENSTRÖM und BRECKLE 1974). Der Callus von *Suaeda* und *Atriplex* zeigt bei 250 mM NaCl (ca. 1,45%) gleiche Wachstumseinbußen wie der von *Phaseolus* (SMITH and McCOMB 1981). Salzresistenz ist dementsprechend eine Eigenschaft ganzer Pflanzenindividuen. Sie setzt sich aus einer Reihe ineinander eingespielter Vorgänge und Anpassungen zusammen, wobei bei den verschiedenen Halophytentypen mal mehr die eine oder mehr die andere in den Vordergrund tritt.

Neben der Wirkung des Salzes (NaCl) müssen auf Salzstandorten aber auch immer noch die Wirkungen anderer Ionen mitbedacht werden, so z. B. Hydrogencarbonat, Sulfat, Bor, Schwermetalle (ÖRTL & KOHL, 1961, BRECKLE 1976). Auf weitere Einzelheiten des ökologischen Verhaltens der Halophyten auf verschiedenen Salzböden wird bei der Besprechung der ariden Gebiete näher eingegangen werden, bzw. bei der Besprechung der Pedobiome in einigen der anderen Zonobiome.

6 Der Wettbewerbsfaktor und die Wurzelkonkurrenz

6.1 Allgemeines

Die häufig gemachte Annahme, daß die Verbreitung der Pflanzenarten direkt durch die verschiedenen Standortsfaktoren bedingt wird, ist nicht richtig. Diese sind nur von indirekter Bedeutung, indem sie die Wettbewerbsfähigkeit der Arten verändern. Nur an den absoluten Verbreitungsgrenzen in den Trocken- und Kältewüsten, am Rande der Salzwüste oder dort, wo der tote Waldschatten beginnt, also überall, wo der Wettbewerb fehlt, sind die Standortsfaktoren (meist ein extremer Faktor) direkt bestimmend. Sieht man von diesen Ausnahmefällen und den Pionierpflanzen auf von der Vegetation entblößten Böden ab, so stehen unter natürlichen Verhältnissen alle Pflanzen im Wettbewerb miteinander. Man muß sich deshalb vom rein physiologischen Denken auf das ökologische umstellen. Der Physiologe untersucht die Pflanze unter wohldefinierten Bedingungen, losgelöst von der natürlichen Umgebung, und geht mehr analytisch vor. Der Ökologe dagegen muß integrierend forschen und sowohl die stets wechselnden Außenbedingungen der natürlichen Umwelt der Pflanzen als auch den Konkurrenzdruck der benachbarten Arten berücksichtigen.

Unter Wettbewerb oder Konkurrenz verstehen wir ganz allgemein den hemmenden Einfluß, den die auf einem engen Raum miteinander wachsenden Pflanzen aufeinander ausüben, ohne daß Parasitismus vorliegt. Sie machen sich gegenseitig das Licht, das Wasser im Boden oder die Nährstoffe streitig. Es handelt sich also um rein physikalisch-chemische Beziehungen (CLEMENTS et al 1929, BOYSEN-JENSEN 1949). Ob außerdem bestimmte, von den Wurzeln, der Streu oder oberirdischen Organen (Terpene) ausgeschiedene Verbindungen schon in kleinen Mengen hemmende Wirkungen auf andere Arten unter natürlichen Bedingungen ausüben und auf diese Weise in die Wettbewerbsbeziehungen eingreifen, ist nicht mit Sicherheit erwiesen. Bisher haben sich alle im Laboratorium wiederholt gefundenen «allelopathischen» Wirkungen in der Natur als unwirksam gezeigt (KNAPP 1967, GRÜMMER 1955, RADEMACHER

1959, AHLGREN and AAMODT, 1939, DONALD 1946, MARTIN, 1957, BÖRNER 1960, CANNON et al. 1962, WHITTAKER 1970). Zur Zeit wird eine solche Wirkung für *Salvia* in Kalifornien und für Steppenpflanzen von GRODZINSKI als wahrscheinlich angenommen (MULLER et al. 1960–1966, GRODZINSKI 1965, 1968). Aber auch diese wird angefochten.

Beim Wettbewerb müssen wir zwei Arten unterscheiden:

1. Zwischen Individuen derselben Art; wir sprechen dann von einem *innerartlichen* oder *intraspezifischen* Wettbewerb, und 2. zwischen Individuen verschiedener Arten, also einem *zwischenartlichen* oder *interspezifischen* Wettbewerb. Die Auswirkungen sind in dem einen und anderen Falle ganz verschieden.

Der innerartliche oder intraspezifische Wettbewerb spielt bei den Monokulturen in der Land- und Forstwirtschaft eine große Rolle. Ist die Zahl der gleichzeitig heranwachsenden Pflanzen auf einem Acker sehr groß, so werden die einzelnen Pflanzen durch den scharfen Wettbewerb so stark geschwächt, daß der Ertrag gering ist. Ist die Aussaat oder Pflanzung weitständig und der Wettbewerb fast ausgeschaltet, so entwickelt sich jede Pflanze sehr gut, aber die Zahl der Pflanzen ist gering, und deshalb werden geringe Flächenerträge erzielt. Außerdem ist die Gefahr der Verunkrautung sehr groß. Deshalb wurden auf empirischem Wege für jede Ackerfrucht jeweils für die einzelnen Klimagebiete Aussaat- oder Pflanznormen aufgestellt, bei denen die günstigsten Erträge erreicht werden. Auch der Forstmann bevorzugt zunächst einen engen Stand, um das Höhenwachstum von astfreien Stämmen zu begünstigen, und verhindert späterhin die Schwächung des Bestandes im gegenseitigen Wettbewerb der einzelnen Bäume durch rechtzeitige Pflegehiebe.

Reinbestände einer Art kommen auch in der Natur vor, z. B. auf Brandflächen in Urwaldgebieten der borealen Zone, wenn die *Pinus*-Arten sich rasch aussäen oder auf Salzböden der Schlickflächen an der Meeresküste, auf denen Tausende von Keimlingen des Quellers (*Salicornia europaea*) auftreten, auch in Wüsten, in

denen nach einem Regen die Samen einer ephe-meren Art zusammengeschwemmt werden und dann aufgehen, oder in feuchten Schluchtwäl-dern, wo man oft Herden von *Impatiens noli-tangere* antrifft. Aber diese natürlichen Reinbe-stände sind nie so gleichmäßig wie die künstli-chen, und es findet bald eine Auslese statt; die kräftigsten Individuen wachsen heran, blühen und fruchten, und die Schwächlinge gehen zu-grunde. Deshalb ist dieser intraspezifische Wettbewerb für die Erhaltung der Art nützlich. Der zunächst sehr dichte Bestand schützt die Art sogar vor dem Wettbewerb anderer Arten.

Bei der Anlage von Waldstreifen in den osteuropäi-schen Steppen wurde folgendes beobachtet: Legt man Eicheln einzeln aus, dann werden die jungen Baum-keimlinge von der Grasvegetation erstickt; sie unter-liegen im Wettbewerb. Legt man dagegen viele Eicheln nestweise aus, dann stehen die jungen Baum-keimlinge dicht beieinander. Die äußeren sind dem Wettbewerb der benachbarten Grasvegetation aus-gesetzt und werden von dieser überwuchert. Aber der in der Mitte stehende Baumkeimling ist durch seine Artgenossen geschützt. Er hat Zeit heranzuwachsen, sich über die Grasvegetation zu erheben, ein kräftiges Wurzelsystem zu entwickeln und wächst mit der Zeit zu einem Baum heran (ORLENKO 1955).

Der zwischenartliche oder interspezifische Wettbewerb wirkt sich anders aus: Die einen Arten gewinnen die Oberhand, die anderen werden unterdrückt. In den dauerhaften Pflanzengemeinschaften stellt sich allerdings mit der Zeit zwischen den einzelnen Arten ein gewisses Wettbewerbsgleichgewicht ein. Es sind dann meistens mehrere gleichwertige Pflanzenarten, die in einem bestimmten Mischungsverhältnis die entsprechende Schicht bilden, z. B. mehrere Baumarten in einem Laubmischwald, eventuell auch Laub- und Nadelholzarten nebeneinan-der, oder eine ganze Anzahl von Obergräsern mit Kräutern in der Wiese oder Steppe. Das gilt für alle Fälle, bei denen die intraspezifische Konkurrenz stärker ist als die interspezifische (vgl. S. 114, rechts).

Daß diese Arten ständig in einem scharfen Wettbewerb stehen, erkennt man einerseits dar-an, daß die geringste Standortveränderung schon eine Verschiebung im Mengenverhältnis nach sich zieht, und andererseits aus der Tatsa-che, daß die Einzelpflanzen sich nie so üppig entwickeln wie z. B. auf einem Beet im Einzel-stand. Sie leiden also innerhalb der Pflanzenge-meinschaft an einer gewissen Unterernährung. Das zeigt, daß die Möglichkeiten, die ein Stand-

ort bietet, durch die Pflanzengemeinschaft bis zum äußersten ausgenutzt werden, *daß also kein Raum für fremde Eindringlinge besteht*. Daraus erklärt sich die große Stabilität der ungestörten Pflanzengemeinschaft.

Wie ausschlaggebend der Wettbewerb für die Verbreitung der Pflanzen ist, soll an dem Ho-henheimer Grundwasserversuch gezeigt wer-den:

Alopecurus pratensis, *Arrhenatherum elatius* und *Bromus erectus* sind in Mitteleuropa drei wichtige Wiesengräser, von denen das erste auf feuchten Wiesen, das zweite auf frischen und das dritte auf trockenen zur Vorherrschaft ge-langt. Sät man sie jedoch auf Parzellen aus, bei denen der Grundwasserspiegel sich von 0 bis 150 cm Tiefe ändert (Abb. 63), so zeigen sie in Reinsaat alle drei ein Wachstumsoptimum bei einem mittleren Grundwasserstand. Erst in Mischsaat bemerkt man ein ökologisch ver-schiedenes Verhalten, das schematisch auf Abb. 64 dargestellt ist (ELLENBERG 1954). *Arrhe-natherum* als die konkurrenzkräftigste Art nimmt für sich die optimalen Standorte mit mittlerem Grundwasserstand in Anspruch und verdrängt *Alopecurus* auf die feuchte Seite und *Bromus*, namentlich bei stickstoffarmen Böden, auf die trockensten Standorte. Mit der Zeit tritt außerdem eine Verunkrautung ein, wobei die Samen der Unkräuter wahllos über die gesamte Fläche verteilt werden. Aber im Wettbewerb mit den Gräsern und untereinander können die ei-nen Unkräuter – in Übereinstimmung mit dem Vorkommen in den Wiesen – nur im feuchten Teil der Parzellen Fuß fassen, die anderen im mittleren oder im trockenen (LIETH 1958). Ein-zelne sind hinsichtlich des Grundwasserstandes indifferent.

Der pH-Wert des Bodens wirkt ebenfalls auf indirekte Weise auf die Pflanzen und es ist des-halb verständlich, daß eine Pflanzenart, die man im Freien unter scharfem Wettbewerb in-nerhalb eines sehr engen pH-Bereichs antrifft, jeglichen Zeigerwert verliert und ziemlich bo-denvag wird, wenn der Wettbewerb in Fortfall kommt (ELLENBERG 1950, 1968).

Wir haben deshalb bei den Pflanzen jeweils zwischen einem *physiologischen Optimum* zu un-terscheiden – bei fehlendem Wettbewerb – und einem *ökologischen Optimum*, wenn die Pflanze in Konkurrenz mit anderen Arten wächst. Dies-es ökologische Optimum entspricht den Stand-ortsverhältnissen, unter denen die Pflanzenart in der Natur am häufigsten und am wüchsigsten

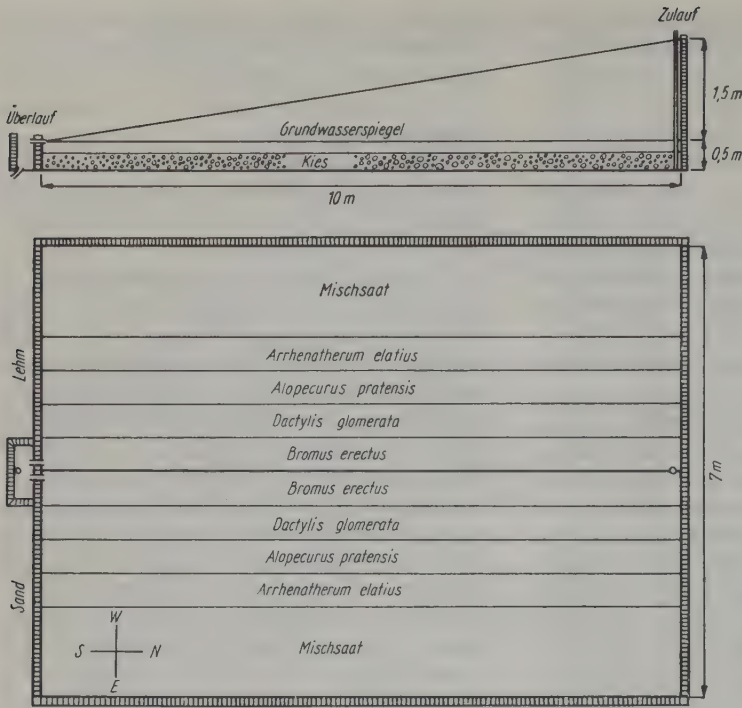


Abb. 63: Der Hohenheimer Grundwasserversuch: Becken mit konstantem Grundwasserspiegel. Oben: Seitenansicht; Mitte: Ansicht von oben mit Versuchsanordnung 1953.

anzutreffen ist. Da jedoch dieses ökologische Optimum nicht nur vom Standort bestimmt wird, sondern oft in viel höherem Maße, wie wir eben zeigten, von der Anwesenheit bestimmter Mitbewerber, so kann es sich sehr stark ändern, sobald die Mitbewerber andere sind. Zum Beispiel ist *Hypochoeris radicata* bei uns nur in bestimmten Weidegesellschaften anzutreffen. Sie wurde nach Neuseeland eingeschleppt und fand ganz andere Mitbewerber vor, die sie offensichtlich nicht so stark unterdrücken. Denn

dort wächst *Hypochoeris* praktisch in fast allen Pflanzengesellschaften bis zur Baumgrenze im Gebirge hinauf, ohne jedoch je stärker hervorzutreten.

Wir wollen alle hemmenden Einflüsse, die von den Wettbewerbern ausgehen, als «Konkurrenzdruck» zusammenfassen. Wir können dann die Beziehungen des ökologischen Optimums zu dem physiologischen bei verschiedenem Konkurrenzdruck durch folgendes Schema darstellen (vgl. Abb. 65).

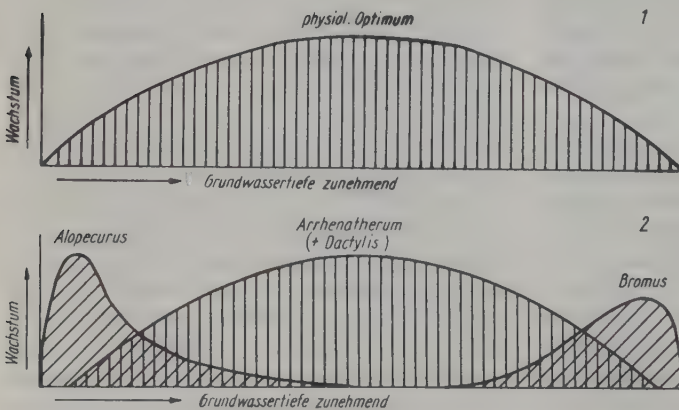


Abb. 64: Wachstum von Wiesengräsern (Ordinate) bei nach rechts zunehmender Grundwassertiefe (Abszisse). Die obere schematische Darstellung (1) gilt mehr oder weniger für alle untersuchten Arten bei Reinsaat (Optimum bei mittlerer Grundwassertiefe); die untere (2) zeigt die Verteilung bei Mischsaat (*Alopecurus pratensis* – feucht, *Bromus erectus* – trocken). Nähere Erläuterungen im Text.

Der Wachstumsbereich einer Pflanzenart, die für sich allein kultiviert wird, also keinem Konkurrenzdruck ausgesetzt wird, ist ziemlich weit. Sie entwickelt sich am besten in ihrem physiologischen Optimum (Abb. 65, A). Sobald sie jedoch in einem Mischbestand mit anderen Arten zusammen vorkommt, wird ihr Wachstumsbereich stark eingeschränkt. Ihr häufigstes Auftreten, d. h. ihr ökologisches Optimum, wird jetzt je nach der Art der Mitbewerber und dem von diesen ausgeübten Konkurrenzdruck nach der einen oder anderen Seite verschoben (Abb. 65, B u. C). Die Art kann sogar zwei ökologische Optima aufweisen (Abb. 65, D u. E). Nur dann, wenn die Art ihren Mitbewerbern gegenüber besonders konkurrenzfähig ist, wird sie sich unter den für sie günstigsten Bedingungen behaupten, so daß das ökologische und physiologische Optimum zusammenfallen (Abb. 65, F), aber der Wachstumsbereich wird randlich doch etwas eingeschränkt.

Ein Beispiel möge noch zeigen, wie sehr wir hinsichtlich der Beurteilung des Wettbewerbsfaktors umlernen müssen. In Missouri (USA) ist *Quercus palustris* eine bestandbildende Baumart an Flußläufen, um Wasserbecken herum und in Sümpfen. An trockeneren Standorten auf Erhebungen herrscht dagegen *Quercus rubra* vor. SULLIVAN und LEVITT (1959) nah-

men deshalb an, daß *Quercus rubra* dürreresistenter ist und Wassermangel besser verträgt. Um das zu prüfen, wurden von beiden Arten normal vorgezogene Jungpflanzen und solche, die durch Wassermangel abgehärtet waren, miteinander hinsichtlich ihres physiologischen Verhaltens verglichen. Überraschenderweise erwiesen sich beide Arten in bezug auf die Dürreresistenz vollkommen gleich. Als einzigen Unterschied erwähnen die Verfasser, daß *Quercus palustris* bei reichlichen Wassergaben rascher wächst als *Quercus rubra*. Uns scheint gerade dieser Unterschied der wesentlichste zu sein und die Erklärung für die Verbreitung der beiden Arten zu ermöglichen. An feuchten Standorten ist *Quercus palustris* konkurrenzkräftiger und verdrängt *Quercus rubra* auf die trockeneren Standorte, auf denen sich letztere behaupten kann. Nicht die Dürreresistenz ist ausschlaggebend, sondern die größere Wüchsigkeit unter den jeweiligen Standortbedingungen (ZELNIKER 1968).

Aus der Verbreitung einer Art kann man somit nicht ihre physiologischen Ansprüche erkennen. Wenn z. B. die Kiefer in Mitteleuropa unter natürlichen Verhältnissen nur auf trockenen Kalk- und Sandböden oder auf sauren Moorböden anzutreffen ist, so kommt dies daher, weil sie von den für sie günstigeren Standorten durch stärkere Konkurrenten verdrängt wird. Andererseits gibt uns die Kenntnis der in Klimakammern ermittelten physiologischen Ansprüche einer

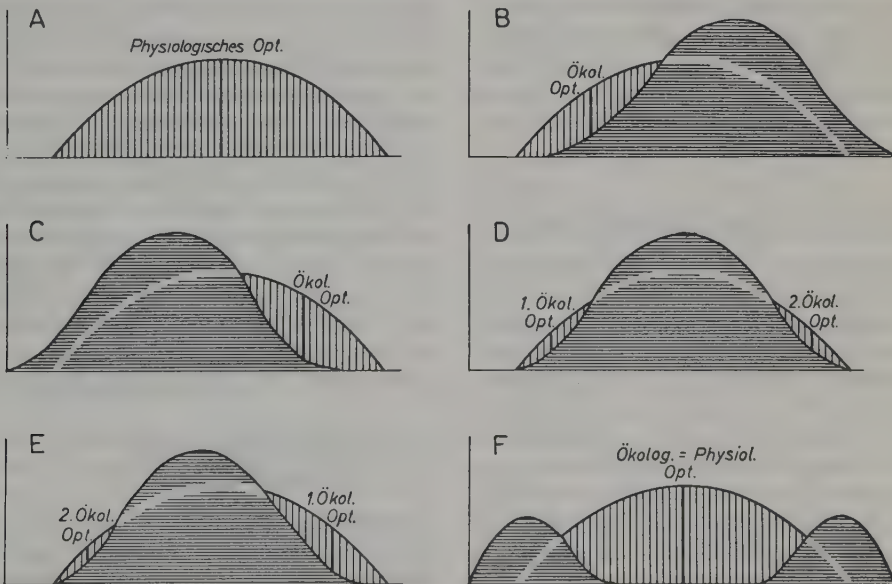


Abb. 65: Wachstumskurven (vertikal schraffiert) von einer Pflanzenart bei fehlendem Wettbewerb (A) und unter Konkurrenzdruck von seiten verschiedener Mitbewerber, der durch dichte horizontale Schraffur schematisch angedeutet wird (B – F). Ordinate: Wachstumsintensität bzw. Stoffproduktion. Abszisse: Veränderliche Standortfaktoren. Aus WALTER 1960.

Art noch nicht die Möglichkeit, ihre Verbreitung in der Natur vorauszusagen oder im einzelnen zu erklären. Ob sie das ihren physiologischen Ansprüchen nach besiedelbare Gebiet einnehmen kann, darüber entscheiden außer dem historischen Faktor meist die Mitbewerber.

6.2 Zur Analyse des Wettbewerbsfaktors

Die Wettbewerbsfähigkeit oder die Konkurrenzkraft der einzelnen Arten ist je nach den Außenbedingungen größer oder kleiner. Sie wird entsprechend gegenüber einer anderen Art bald überlegen, bald unterlegen sein. Es ist deshalb erwünscht, bei ökologischen Arbeiten die Wettbewerbsfähigkeit quantitativ zu erfassen. Das ist jedoch meist nicht möglich, weil die Zahl der morphologisch-physiologischen Eigenschaften, die die Wettbewerbsfähigkeit bestimmen, sehr groß ist.

Eine notwendige Voraussetzung für die Konkurrenzkraft ist jedoch stets die Stoffproduktion. Je mehr Stoffe die Pflanze produziert, desto besser und höher kann sie sich entwickeln, desto mehr Früchte und desto zahlreichere oder größere Samen vermag sie theoretisch zu entwickeln. Größere Produktion bedeutet deshalb meistens auch größere Wettbewerbsfähigkeit. Dabei kommt es jedoch nicht auf die absolute produzierte Stoffmenge an, sondern auf die relative im Vergleich zu der von den Konkurrenten erzeugten.

6.2.1 Wüchsigkeit und Konkurrenzkraft

Wir wollen dieses Verhältnis der Trockensubstanzproduktion je Individuum (M_A) der Art A zur Trockensubstanzproduktion je Individuum (M_B) der Art B als die Wüchsigkeit (W) der Art A bezeichnen. Es ist also $W_{A/B} = M_A : M_B$ oder $W_{B/A} = M_B : M_A$. Es zeigt sich, daß unter bestimmten Außenbedingungen und bei gleicher Wuchsform die Wüchsigkeit ein ziemlich gutes Maß für die Konkurrenzkraft der Arten ist (BORNKAMM 1961 a. b, 1963). Vergleicht man z. B. die Wettbewerbsfähigkeit von einjährigen Pflanzen, wie *Sinapis alba*, *Avena sativa*, *Vicia sativa* und *Triticum aestivum* in verschiedenen Kombinationen bei gleicher Individuenzahl (insgesamt stets 100 Pflanzen pro m^2), so ist *Sinapis* die wüchsigste und den anderen stark

überlegen, es folgen *Avena*, dann *Vicia* und *Triticum* wobei der Unterschied zwischen den beiden letzteren nicht gesichert ist. Kennt man die Wüchsigkeit von *Triticum* im Vergleich zu *Sinapis* und von *Triticum* im Vergleich zu *Vicia*, so läßt sich die Wüchsigkeit von *Vicia* zu *Sinapis* berechnen. Denn $W_{T/S} = W_{T/V} \cdot W_{V/S}$ oder $W_{V/S} = W_{T/S} \cdot W_{V/T}$.

Die einzelne *Sinapis*-Pflanze entwickelt sich auf der 1 m^2 großen Fläche mit 100 Pflanzen am schwächsten im Reinbestand, also wenn die anderen 99 Pflanzen derselben Art angehören, und um so besser, je mehr schwache Konkurrenten unter den 99 anderen Individuen vertreten sind. Die konkurrenzschwächste Art, *Triticum* dagegen zeigt die größten Pflanzen in Reinsaat. Sie bleiben um so kleiner, je mehr starke Konkurrenten in Wettbewerb treten. Der intraspezifische Wettbewerb ist also nur dann ungünstiger als der interspezifische, wenn es sich um konkurrenzstarke Pflanzen handelt: sonst ist das Umgekehrte der Fall.

Daraus folgt, daß ein Mischbestand, den man sich selbst überläßt, durchaus nicht zu einem Reinbestand der wettbewerbsfähigsten Art wird, sondern zu einem bestimmten Mischungsverhältnis führt, wie z. B. bei einer Wiese. Auch ein Acker wird immer mehr verunkrauten, wenn man nicht das Unkraut ständig bekämpft (HARPER 1967). Reine Baumbestände findet man nur dort, wo andere Konkurrenten durch die Standortverhältnisse ausgeschlossen sind.

Wettbewerbsversuche mit perennen Grünlandpflanzen führten BERGH et al. (1968) durch. Allerdings kann die Wüchsigkeit nur dann als Maß der Wettbewerbsfähigkeit dienen, wenn die Pflanzen von ähnlichem Höhenwuchs sind und der Lichtfaktor bei der Konkurrenz keine ausschlaggebende Rolle spielt. Wenn dagegen die eine Pflanze rasch in die Höhe wächst, die andere aber sich mehr am Boden ausbreitet und von der ersten beschattet wird, dann ist die höher wachsende immer konkurrenzkräftiger.

6.2.2 Höhenwachstum im Konkurrenzkampf

IWAKI hatte Wettbewerbsversuche mit *Fagopyrum esculentum* und *Phaseolus viridissimus* durchgeführt (IWAKI 1959). In Reinkultur war die Stoffproduktion bei beiden Arten fast gleich. Der Blattanteil am Gesamtrockengewicht war bei *Phaseolus* mit 50–60% größer als bei *Fagopyrum* mit 20–60%, was günstiger ist.

Jedoch wächst *Fagopyrum* etwa doppelt so rasch in die Höhe, so daß seine Blätter in eine günstigere Lichtposition gelangen und kräftiger assimilieren können. In Mischkultur erhalten die *Phaseolus*-Blätter deshalb nur 16–35 % des vollen Tageslichtes, und ihre Assimilationsleistung fällt stark ab. Gibt man *Phaseolus* einen Vorsprung und sät *Fagopyrum* 3–13 Tage nach den Bohnen aus, so wirkt sich das auf die Entwicklung von *Phaseolus* sehr günstig aus. Trotzdem wird *Fagopyrum* nicht wesentlich benachteiligt, weil seine Stengel rasch über die Bohnen hinauswachsen und stets genügend Licht erhalten.

Man erkennt somit, daß dem Höhenwachstum, das ein artspezifisches Merkmal ist und nur mittelbar von der Stoffproduktion abhängt, eine besonders große Bedeutung für die Wettbewerbsfähigkeit zukommt (z. B. für Kräuter in einem niedrigen Grasbestand). Es ist auch für den intraspezifischen Wettbewerb ausschlaggebend, z. B. in einem dichten Bestand von Sonnenblumen (*Helianthus annuus*). Keimpflanzen, die aus etwas größeren Samen hervorgehen, wachsen etwas rascher in die Höhe (KUROIWA 1960). Sie erhalten mehr Licht und produzieren dementsprechend mehr Trockensubstanz, so daß ihr Vorsprung gegenüber den unterdrückten Pflanzen immer größer wird. Da bei den unterdrückten Pflanzen unter den ungünstigeren Lichtverhältnissen die Assimilationstätigkeit gehemmt wird, nicht jedoch die Atmung, so veratmen sie auch einen relativ größeren Teil der Assimilate. Während der Anteil der Nettoproduktion an der Bruttoproduktion bei den rascherwüchsigen Individuen etwa 48 % beträgt, sinkt er bei stark unterdrückten auf 12 %. Sobald er unter noch ungünstigeren Verhältnissen unter 0 % sinkt, gehen die Pflanzen rasch ein.

6.2.3 Lichtverhältnisse und Wettbewerbsfähigkeit

Die Wettbewerbsfähigkeit der einzelnen Arten hängt stets in sehr hohem Grade von den Umweltbedingungen ab, wobei für die konkurrierenden Sprosse in erster Linie der Lichtfaktor maßgebend ist, für die konkurrierenden Wurzelsysteme dagegen der Wasser- und der Nährsalzfaktor. Doch läßt sich meist eine scharfe Trennung nicht durchführen, weil die Ausbildung des Wurzelsystems von der Stoffproduktion der Blätter abhängt, deren Assimilationsfä-

higkeit aber wiederum von einer genügenden Wasser- und Nährsalzversorgung.

Der Einfluß des Lichts wurde bei dem Wettbewerb von *Sinapis alba*, *Agrostemma githago*, *Bromus secalinus* und *Anagallis arvensis* var. *azurea* untersucht (BORNKAMM 1961 b). Die Lichtintensität betrug in Prozent des vollen Tageslichtes: 100 %, 60 %, 30 % und 15 %. In jedem Mitscherlich-Gefäß waren 24 gleiche Pflanzen bei Reinkultur bzw. 2×12 , 3×8 und 4×6 bei den Kombinationen.

Betrachten wir die gesamte Produktion (alle Kombinationen zusammen), so ist die Abhängigkeit vom Licht eine logarithmische. Auf *Sinapis* entfällt der größte Teil (80 %), auf *Anagallis* der kleinste (1–2 %). Untersucht man das Verhalten in Reinsaat für sich allein, so erkennt man, daß die Abnahme der Lichtintensität von 100 % auf 60 % die Stoffproduktion bei allen Pflanzen wenig herabsetzt, während die weitere Abnahme auf 15 % des Tageslichts die Produktion auf ein Viertel bis ein Drittel absinken läßt. Nur bei *Bromus* beträgt die Minderung etwa die Hälfte. Diese Art hat also das geringste Lichtbedürfnis. Viel komplizierter sind die Verhältnisse bei den Kombinationen. *Anagallis* als die wettbewerbschwächste Art profitiert von der Schwächung der Konkurrenten durch Lichtmangel und produziert pro Pflanze in den Zweierkombinationen stets etwa gleich viel, unabhängig von der Lichtintensität, in den Dreierkombinationen aber bei 60 % und 30 % Licht schon das 4fache und in der Viererkombination sogar das 7fache gegenüber 100 % Licht. Bei *Bromus* steigt die Produktion in der Viererkombination bei 30 % des Tageslichtes etwa auf das 2fache. Daraus geht hervor, daß die Konkurrenzkraft von *Anagallis* gegenüber den anderen Partnern mit abnehmender Lichtintensität zunimmt. So steigt z. B. die relative Wüchsigkeit gegenüber *Sinapis* bei 15 % Tageslicht auf das 5fache, gegenüber *Agrostemma* auf das 11fache und gegenüber *Bromus* (bei 30 % Tageslicht) auf das 3–4fache im Vergleich zur Wüchsigkeit bei vollem Tageslicht. Ähnliches gilt für *Bromus* gegenüber *Sinapis* und *Agrostemma*, während die Wettbewerbsfähigkeit zwischen den beiden letzteren Arten vom Licht unbeeinflusst bleibt. Man darf jedoch nicht denken, daß es sich hierbei stets um eine direkte Lichtwirkung handelt. Denn die schwächere Entwicklung der Wettbewerber bei Lichtmangel hat nicht nur eine Reduktion des Sproßsystems, sondern in noch höherem Ausmaße eine Reduktion des

Wurzelsystems zur Folge. Bei abnehmender Lichtintensität nimmt ja das Sproß/Wurzelverhältnis zu. Somit muß bei Lichtmangel die Wurzelkonkurrenz besonders stark herabgesetzt werden, was dem schwächeren Partner zugute kommt.

6.3 Wurzelkonkurrenz

Wie sich die Wurzelkonkurrenz im einzelnen unter natürlichen Bedingungen auswirkt, geht aus einer Untersuchung von KARPOV im borealen Fichtenwald (*Piceetum myrtillosum*) hervor (KARPOV 1961, 1962 a–c, 1969 a, b). Die Lichtverhältnisse in einem alten Fichtenwald (Kronenschluß 80 %) sind sehr ungünstig. Als Unterwuchs findet man hauptsächlich die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) und Moose. Der Sauerklee (*Oxalis acetosella*) wächst sehr kümmerlich. Als begrenzender Faktor für die Entwicklung des Unterwuchses wird im allgemeinen das Licht betrachtet. Aber es läßt sich zeigen, daß die Konkurrenz der Fichtenwurzeln viel wichtiger ist. Schaltet man nämlich diese durch Abstechen der Wurzeln rings um die 1 m² große Probestfläche bis zu 50 cm Tiefe aus, dann entwickeln sich die Pflanzen der Krautschicht bei unveränderten Lichtverhältnissen viel üppiger. Vor allen Dingen bedeckt *Oxalis* sehr rasch die ganze Fläche und unterdrückt die Mooschicht. Nach einigen Jahren stellt sich sogar die Him-

beere (*Rubus idaeus*) ein, die sich ebenfalls rasch ausbreitet. Die Untersuchung der Photosynthese bei *Oxalis* zeigte, daß die CO₂-Assimilationsintensität pro Blattfläche auf den Kontrollflächen und auf Flächen ohne Wurzelkonkurrenz keine Unterschiede aufwies. Trotzdem stieg die Stoffproduktion der einzelnen *Oxalis*-Pflanzen auf das 10fache. Sie wuchsen üppig und bildeten eine große Blattfläche aus (Abb. 66). Dasselbe gilt auch in geringerem Maße für *Majanthemum bifolium* und *Trientalis europaea*. Dieser scheinbare Widerspruch ist folgendermaßen zu erklären: Die Wurzeln der Fichte und der Kräuter sind auf die obersten Bodenhorizonte beschränkt, 90 % aller Wurzeln findet man in den obersten 20 cm des Bodenprofils. Die Wurzeln der Kräuter wachsen somit in einem dichten Wurzelnetz der Fichte. Das Wasser spielt bei der Wurzelkonkurrenz in dem sehr feuchten borealen Klima keine Rolle; das Grundwasser befindet sich in geringer Tiefe. Der Wassergehalt des Bodens zeigte auf den Kontroll- und Versuchsflächen keinen gesicherten Unterschied und lag stets hoch über dem Welkepunkt. Der begrenzende Faktor ist die Menge des ausnutzbaren Stickstoffes (N). Die Pflanzen der Kontrollflächen wiesen deutliche Anzeichen von N-Mangel auf, eine gelbgrüne Blattfarbe. Im Gegensatz dazu waren die Blätter auf den Versuchsflächen ohne Wurzelkonkurrenz sattgrün. Auch die Blattanalysen ergaben für *Oxalis* einen N-Gehalt von 2,06 % auf den

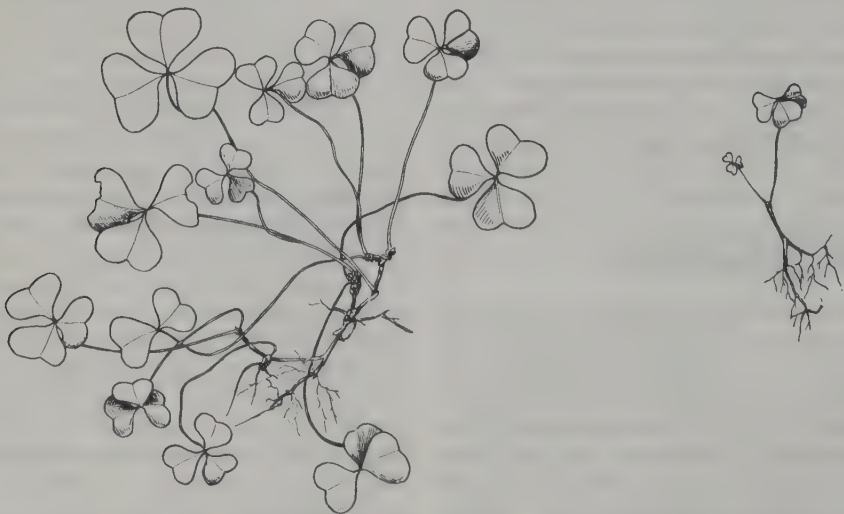


Abb. 66: Entwicklung von *Oxalis acetosella* im Fichtenwald bei Unterbindung der Wurzelkonkurrenz (links) und mit Wurzelkonkurrenz (rechts). $\frac{1}{2}$ natürliche Größe (nach KARPOV, aus WALTER 1973).

Kontrollflächen, gegenüber 3,62 % auf den Versuchsflächen ohne Wurzelkonkurrenz. Der akute N-Mangel, unter dem normalerweise die Kräuter in diesen Wäldern leiden, bedingt die Ausbildung einer im Verhältnis zu den nicht assimilierenden Organen kleinen Blattfläche. Infolgedessen reicht die Nettoassimilation nur aus, um die Atmungsverluste der Gesamtpflanze zu decken. Ein wesentlicher Stoffgewinn findet nicht statt und deshalb auch kein nennenswertes Wachstum. Wird dagegen nach Ausschalten der Wurzelkonkurrenz die N-Ernährung wesentlich verbessert, so wird eine relativ größere Blattfläche gebildet, was zu einem Stoffgewinn führt, der wiederum zur weiteren Vergrößerung der Blattfläche beiträgt. Daß tatsächlich der Stickstoff der ausschlaggebende Faktor ist, ersieht man daraus, daß auf Versuchsflächen, bei denen man nicht nur die Wurzelkonkurrenz ausschaltete, sondern auch die ganze Kraut- und Moosschicht entfernte, sich mit der Zeit eine Reihe von nitrophilen Arten einstellte oder Arten des guten Mullwaldbodens. Zu ähnlichen Ergebnissen führten auch Transplantationsversuche mit anspruchsvollen Arten, wie *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans* usw. Man muß allerdings berücksichtigen, daß die abgeschnittenen Baumwurzeln innerhalb der Versuchsfläche absterben, mit der Zeit zersetzt werden und somit eine Düngewirkung speziell auch hinsichtlich des Stickstoffs ausüben könnten. Doch zeigt der weiter unten angeführte Versuch mit ^{32}P -Düngung, daß eine solche Wirkung nicht ausschlaggebend ist. Vielmehr wird die Armut der Krautschicht in den borealen Fichtenwäldern in erster Linie nicht durch den Lichtmangel bedingt, sondern durch die schlechte Stickstoff- oder allgemeine Mineralstoff-Ernährung infolge der Konkurrenz von seiten der Baumwurzeln. Dieser sind die Moose nicht ausgesetzt. Sie erhalten ihre Nährstoffe aus dem von den Bäumen abtropfenden Wasser bzw. aus der Nadelstreu. Sie können sich deshalb üppig entwickeln und den Waldboden mit ihren Polstern bedecken (TAMM 1950).

Die Wurzelkonkurrenz der alten Bäume wirkt auch hemmend auf den Baumjungwuchs. Fichtenkeimpflanzen entwickeln sich deshalb in einem Birkenbestand nur sehr langsam, obgleich die Lichtverhältnisse günstig sind. Schaltet man auf Versuchsflächen mit Fichtensämlingen durch Abstechen der Birkenwurzeln deren Wettbewerb aus, so entwickeln sich die Fichten besser (Abb. 67). Daß auch in diesem Falle die

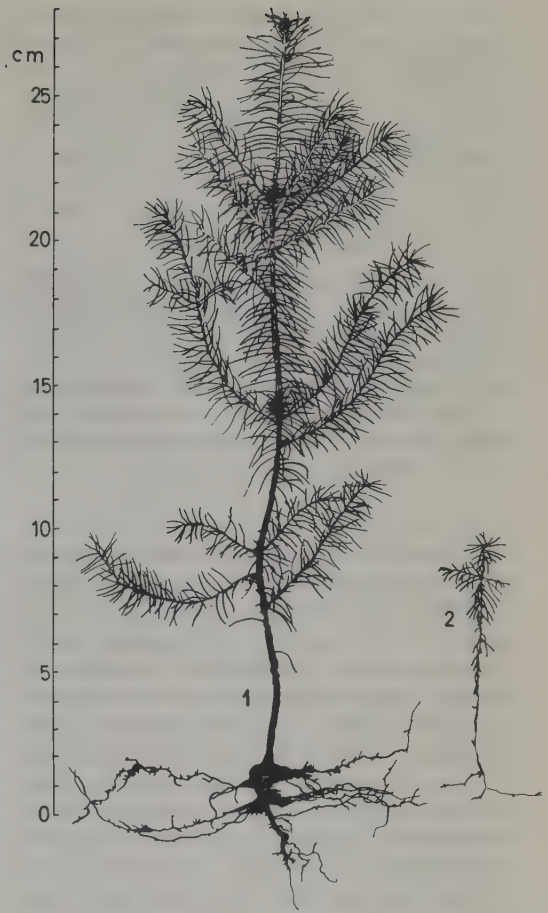


Abb. 67: Entwicklung der Fichtensämlinge in einem Birkenbestand der borealen Zone: 1 Wurzelkonkurrenz des Altbestandes ausgeschaltet, 2 nicht ausgeschaltet (nach KARPOV, aus WALTER 1973).

Mineralstoffernährung der wesentliche Faktor ist, zeigte folgender Versuch von KARPOV. Kontroll- und Probestflächen wurden gleichmäßig mit markiertem Phosphor (^{32}P) gedüngt. In den nächsten Tagen wurde die Radioaktivität von den Nadeln der Fichtensämlinge festgestellt. Sie war bei den Pflanzen der Versuchsflächen 5–6mal höher als bei den Kontrollen (Abb. 68). In diesem Falle stammte der mehr aufgenommene Phosphor eindeutig nicht aus den abgeschnittenen Baumwurzeln. In keinem Falle konnte irgendein Einfluß von Hemmstoffen oder Wurzelausscheidungen der Bäume nachgewiesen werden.

Die grundlegenden Versuche von KARPOV

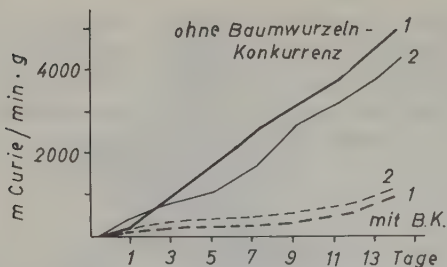


Abb. 68: Anreicherung von radioaktivem Phosphor nach entsprechender Düngung in den Nadeln von Fichtensämlingen: 1 in einem Birkenwald mit *Vaccinium myrtillus* auf stark podsoliertem Boden, 2 in einem krautreichen Birkenwald mit *Aegopodium* auf schwach podsoliertem Boden. Obere Kurven ohne, untere mit Baumwurzelnkonkurrenz (nach KARPOV, aus WALTER 1973).

wurden in Fichten-Laubwald-Mischbeständen mit einer gut entwickelten Krautschicht nachgeprüft (DYLIS und UTKIN et al. 1968). Die Ausschaltung der Baumwurzelnkonkurrenz machte sich bereits nach 3–4 Wochen bemerkbar. Besonders auffallend war die dunkelgrüne Färbung der Blätter auf den Versuchsflächen ohne Wurzelkonkurrenz. Im August war der Chlorophyllgehalt von *Oxalis* und *Picea*-Sämlingen mehr als doppelt so hoch als auf den Kontrollflächen; im Spätherbst stachen die Versuchsparzellen durch ihre grüne Färbung von der infolge Vergilbung der Blätter bereits gelblichen Umgebung ab. Deutlich erhöht war bei den Kräutern der Versuchsparzelle (*Carex pilosa*, *Galeobdolon*, *Oxalis* und *Dryopteris linnaeana*) der Wassergehalt. Ebenso war der Stickstoffgehalt 1,5–2mal höher und entsprach etwa dem optimalen. Sehr deutlich nahm die Phytomasse der Krautschicht zu. Nach 2–2,5 Monaten betrug ihre Phytomasse 120–160% derjenigen auf den Kontrollflächen und im nächsten Herbst 180 bis 195%.

Die Baumart spielte eine gewisse Rolle, z. B. reagierte *Aegopodium* unter Fichte auf die Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz viel stärker als unter Eiche oder Espe. Bei sehr schlechter Beleuchtung am Waldboden konnten selbst nach 1½ Jahren keine deutlichen Veränderungen bemerkt werden; hier war offensichtlich das Licht im Minimum.

Da auf den Versuchsflächen der Wassergehalt des Bodens ebenfalls bis in 55 cm Tiefe erhöht war, wurde geprüft, ob nicht dieser Faktor allein die günstige Entwicklung der Kraut-

pflanzen bewirkte. Zu diesem Zwecke wurden im Juni und Juli einzelne Flächen 4mal bewässert, so daß die Pflanzen zusätzlich 143 mm an Wasser erhielten. Es konnte jedoch keinerlei Wirkung beobachtet werden. Also mußten andere Faktoren eine Rolle spielen. Düngung mit 40 kg/ha an N, 40 kg/ha an K und 29 kg/ha an P hatte ebenfalls keine Wirkung. Wahrscheinlich wurden die Nährstoffe von den Baumwurzeln aufgenommen. Erst bei Düngergaben von 75–200 kg/ha an N konnte schon nach 7–10 Tagen eine Vertiefung der grünen Färbung der Blätter und danach auch ein stärkeres Wachstum festgestellt werden. Somit ist es sehr wahrscheinlich, daß nach der Ausschaltung der Baumwurzelnkonkurrenz den Kräutern die N-Mengen zur Verfügung stehen, die sonst von den Baumarten aufgenommen werden. Ob daneben eine gewisse Düngung durch die Zersetzung der abgeschnittenen Wurzeln ebenfalls eine Rolle spielt, läßt sich nicht sagen. Man müßte untersuchen, wie rasch ihre Mineralisierung erfolgt und um welche Mengen an N es sich dabei handelt. Die raschen Auswirkungen nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz sprechen dagegen, denn der in den Wurzeln enthaltene Stickstoff wird ja zunächst zu einem großen Teil in Körpersubstanz der Mikroorganismen überführt und erst nach und nach mineralisiert.

Eine weitere ähnliche Untersuchung wurde in den dunklen *Abies sibirica*-Wäldern bei Krasnojarsk (Sibirien) durchgeführt, bei denen der Boden zu 80% von Moosen (*Hylocomium splendens*) bedeckt wird, und die Krautflora stark zurücktritt. Auf den Versuchsflächen wurden nach Ausschaltung der Wurzelkonkurrenz 3 Jahre lang die Sproßzahl sowie die Deckung der Kräuter bestimmt (LATSCHINSKI 1968). In diesem Falle befindet sich die Hauptmasse der Baumwurzeln in einer Tiefe von 20 cm, und in ihr sind die Wurzeln der Kräuter eingestreut; auf letztere entfallen nur 0,18% der gesamten Wurzelmasse. Alle Kräuter waren nach 3 Jahren stärker vertreten, insbesondere *Oxalis*, deren Sproßzahl von 58 auf 856 pro m² und die Deckung von 18% auf 60% zunahm. Die stärkere Entwicklung der Kräuter zieht eine starke Unterdrückung der Moose nach sich, deren Deckung auf 33% zurückging.

Aber man darf nicht verallgemeinern. Bei Buchenbeständen auf tiefgründigen braunen Waldböden scheint die Baumwurzelnkonkurrenz um die Nährstoffe für die Arten der Kraut-

schicht von geringerer Bedeutung zu sein. Denn letztere wurzeln in der obersten Humusschicht, die Baumwurzeln aber etwas tiefer. In diesem Falle ist die Beschattung von größerer Bedeutung. Wurzelkonkurrenzversuche in einem Buchenaltholz von BURSCHELL und SCHMALZ (1965) ergaben in einem feuchten Jahr, daß die Wurzeln des Altholzes keinen Einfluß auf die Buchensämlinge ausübten.

Wie jedoch SLAVIKOVA (1958, 1965, 1966) nachweisen konnte, spielt in Laubwaldgebieten unweit ihrer Verbreitungs-Trockengrenze die Baumwurzelkonkurrenz um das Wasser für den Unterwuchs eine um so größere Rolle. Letzterer wird in diesen Gebieten meist unterdrückt.

Es ist sehr auffallend, daß an der Trockengrenze der Verbreitung von Wäldern bestimmter Holzarten der Unterwuchs, also die Krautschicht, vollkommen fehlt. Man spricht von «*nudum*»-Gesellschaften. Z. B. wurde ein solches «Fagetum nudum» in Griechenland auf der Chalkidischen Halbinsel beobachtet; es kommt aber auch im subkontinentalen Klima in Mitteleuropa, z. B. in Böhmen, vor (SLAVIKOVA 1958), d. h. überall dort, wo offensichtlich die Wasservorräte im Boden nur für das Wachstum der Buchenbaumschicht ausreichen. Gleichzeitig ist in solchen Beständen die Streuschicht aus kaum zersetzten Buchenblättern ungewöhnlich mächtig ausgebildet, wahrscheinlich weil auch diese so stark austrocknet, daß ihre Zersetzung durch die Saprophyten und Destruenten gehemmt wird. In Kiefernwäldern auf flachgründigen Granitböden oder trockenen Sandböden fehlen Kräuter ebenfalls, weil die Bäume die geringen Wasservorräte im Boden verbrauchen. Man findet jedoch Flechten, die kein Wasser

aus dem Boden aufnehmen. Auf analoge krautschichtfreie «*nudum*» Abies-Bestände stießen wir in Nordanatolien, wenn man bei zunehmender Trockenheit landeinwärts sich der Trockengrenze von *Abies bornmuelleriana* nähert oder entsprechend in Südanatolien an der Trockengrenze der *Pinus brutia*-Wälder. Sobald jedoch in solchen «*nudum*»-Wäldern Lichtungen auftreten, sind diese mit Waldkräutern, bzw. Zwergsträuchern bewachsen; denn dort fehlt die Baumwurzelkonkurrenz.

Sehr auffallend ist ebenfalls, daß man in «*nudum*»-Beständen am Boden oft mykotrophe saprophytische Blütenpflanzen (*Neottia*, Pyrolaceen) findet, deren Wasserverbrauch infolge der äußerst geringen, fast fehlenden Transpiration der photosynthetisch nicht aktiven Arten kaum ins Gewicht fällt.

Alles das spricht dafür, daß die Baumwurzeln ein besseres Wasseraufnahmevermögen besitzen als die Kräuter, so daß letztere sich mit dem Wasser begnügen müssen, das ihnen die Holzarten im Boden übrig lassen.

ELLENBERG (1939) konnte in einem Eichen-Hainbuchenwald während eines ungewöhnlich trockenen Spätsommers ein starkes Welken von Arten der Krautschicht beobachten und deutliche Beziehungen zwischen Welkegrad und den Saugspannungen (Wasserpotential) des Bodengewässers nachweisen. SLAVIKOVA (1965) hat dann in Gefäßversuchen nachgewiesen, daß die maximalen Saugspannungen (minimales Wasserpotential) der Wurzeln von krautigen Arten sehr verschieden waren, sehr niedrig bei Arten feuchter Auenwälder und viel höher bei solchen trockenerer Wälder:

Tab 15: Maximale Saugspannungswerte (= minimales Wasserpotential) bei den Wurzeln verschiedener Waldpflanzen in bar (nach SLAVIKOVA). Links Arten der Auenwälder.

<i>Milium effusum</i>	6,3	<i>Geum urbanum</i>	27,2
<i>Asarum europaeum</i>	10,7	<i>Fragaria vesca</i>	28,4
<i>Lamium galeobdolon</i>	14,0	<i>Carex muricata</i>	29,0
<i>Viola riviniana</i>	15,8	<i>Lamium maculatum</i>	29,2
<i>Aegopodium podagraria</i>	16,1	<i>Poa trivialis</i>	36,4
<i>Hepatica nobilis</i>	19,3	<i>Cynanchum vincetoxicum</i>	37,4
<i>Mercurialis perennis</i>	19,8	<i>Viscaria vulgaris</i>	44,2
<i>Pulmonaria officinalis</i>	21,0	<i>Sanguisorba minor</i>	48,9
		<i>Calamintha clinopodium</i>	53,6

In einer weiteren Arbeit (SLAVIKOVA 1966) wurde gezeigt, daß die maximalen Saugspannungswerte (= minimale Wasserpotentiale) eines Eschenbestandes 37–39 bar betragen und

damit höher lagen als bei allen Kräutern desselben Bestandes. Damit wurde bewiesen, daß die Wasseraufnahmefähigkeit der Baumwurzeln tatsächlich der von Kräutern überlegen ist, letz-

tere sind somit davon abhängig, wieviel Wasser die Baumarten ihnen im Boden übrig lassen. Die höheren Saugspannungswerte (tieferen Wasserpotentiale) der Holzarten sind verständlich, denn sie müssen das Wasser in den Leitbahnen bis in die Baumkronen hinauf heben. Für die bessere Ausnutzung der Bodenfeuchtigkeit ist wohl auch das Vorhandensein einer Mykorrhiza von Bedeutung.

6.4 Lebensform und Wettbewerbsfähigkeit

Die bisherigen Beispiele behandelten die Wettbewerbsfähigkeit während einer Vegetationsperiode. Für den interspezifischen Wettbewerb ist es jedoch von besonderer Bedeutung, daß sich die einzelnen Arten im Laufe vieler Generationen in einer Pflanzengemeinschaft behaupten können. Die Arten müssen sich also innerhalb der Pflanzengemeinschaft mit Erfolg verjüngen. Dabei spielt auch das Alter, das die einzelnen Arten erreichen, eine Rolle. Einjährige Arten können nur einmal Samen ausbilden und müssen jedes Jahr vom Samenstadium aus ihre Entwicklung beginnen, während langlebige ihre Konkurrenten viele Jahre hindurch zu unterdrücken vermögen, bevor eine Verjüngung durch Samen notwendig wird. Das bedeutet einen entscheidenden Vorteil. Die verschiedenen Entwicklungstypen sollen kurz besprochen werden (MONSI 1960).

Annuelle Arten

Ihre Entwicklung von der Keimung bis zum Fruchten verläuft in sehr kurzer Zeit. Die Zahl der von einer Pflanze erzeugten Samen ist relativ groß, so daß die Annuellen sich sehr rasch auf Flächen vermehren, auf denen sie keinem Wettbewerb ausgesetzt sind, wenn sie während ihrer kurzen Entwicklung günstige Wachstumsbedingungen vorfinden. Sie bilden deshalb die ephemere Vegetation der extremen Wüsten mit nur seltenen episodischen Regen, die viele Jahre ausbleiben können. Außerdem treten sie als komplementäre Arten (Ephemere, Therophyten) in allen Pflanzengemeinschaften der ariden Klimagebiete mit geringem Deckungsgrad der ausdauernden Pflanzen auf, wenn während einer kurzen, relativ warmen Jahreszeit ein Überschuß an Wasser in den oberen Bodenschichten vorhanden ist, der von den ausdauernden Arten nicht ausgenutzt werden kann. Das gleiche gilt

von den offenen, durch Katastrophen oder den Menschen geschaffenen Flächen. Im Verhältnis zu den anderen Lebensformen sind sie die wettbewerbsuntüchtigsten.

Bienne Arten

Im ersten Jahr verhalten sie sich wie die annuellen Arten, nur daß sie keine Fortpflanzungsorgane bilden, sondern eine Rosette, die die ungünstige Jahreszeit überdauert und im nächsten Jahr sofort mit der Photosynthese beginnen kann. Infolgedessen haben sie im zweiten Jahr vor den annuellen Arten einen Vorsprung (Abb. 69); ihre Produktion ist größer, sie entwickeln sich stärker und können mehr Samen erzeugen. Die Voraussetzung für ihre Entwicklung sind zwei günstige Vegetationszeiten hintereinander mit einer nicht extrem ungünstigen Jahreszeit dazwischen. Das kommt nur in Gebieten mit relativ günstigen Klimaverhältnissen vor, in denen schon ausdauernde Arten wachsen. Mit diesen können die biennen nicht konkurrieren; deswegen findet man sie nur an gestörten Standorten mit nicht stabilen Pflanzengemeinschaften als Unkräuter oder Ruderalpflanzen, auf Waldlichtungen usw.

Perenne krautige Arten

In den ersten Jahren wachsen diese Arten nur vegetativ. In Gebieten mit einer ungünstigen Jahreszeit verhalten sie sich wie Geophyten oder Hemikryptophyten, d.h., ihre oberirdischen Teile sterben ab. Aber sie legen in den

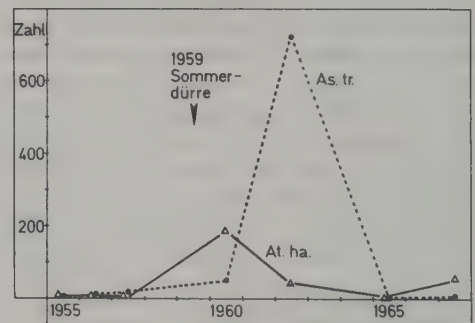


Abb. 69: In den *Festuca rubra*-Salzmarschen bei Birdwater (England) breitete sich nach großer Dürre im Sommer 1959 auf dem nackten Boden im Jahre 1960 zunächst die einjährige Art *Atriplex halimus* (At. ha.) aus, während sie im folgendem Jahr durch die zweijährige Art *Aster tripolium* (As. tr.) verdrängt wurde. Darauf gewannen die ausdauernden Arten wieder die Oberhand (nach RANWELL 1972).

unterirdischen Teilen Reserven an, die sich von Jahr zu Jahr vergrößern, so daß die Pflanzen immer kräftiger austreiben und gegenüber den annuellen und biennen immer konkurrenzkräftiger werden. Ihre Lebensdauer am Standort beträgt viele Jahre, fast unbegrenzt. Nach einigen Jahren beginnen sie zu blühen und Samen zu erzeugen. Diese dienen jedoch mehr der Fernausbreitung. Am Wuchsort vermehren sie sich meist vegetativ und treten deshalb oft in Herden auf, was ihre Konkurrenzkraft weiterhin erhöht. Im feuchten tropischen, dauernd günstigen Klima wachsen sie ohne Unterbrechung weiter und können oft Höhen von mehreren Metern erreichen (Bananen, Zingiberaceen usw.). Sobald wir aus einem Gebiet mit kalten Wintern in ein solches mit milden Wintern, aber einer Sommertrockenzeit, kommen (z. B. ins Mittelmeergebiet), kann man feststellen, daß Gattungen, die in der gemäßigten Zone ausschließlich krautige Arten ausgebildet haben, durch verholzende Arten vertreten sind, z. B. *Linum suffruticosum*, *Lithospermum suffruticosum*, *Herniaria suffruticosa*, Dornpolster von *Verbascum spinosum* und *Cichorium spinosum* (auf Kreta) oder die Halophyten *Salicornia fruticosa*, *Suaeda fruticosa* usw. Die Krautigen sind dabei, wie zytogenetische Untersuchungen zeigen, als jüngere abgeleitete und an die kalte Jahreszeit angepaßte Formen zu betrachten (EHRENDORFER 1970), sehr auffallend bei *Astragalus*.

Holzpflanzen

Diese sind in den ersten Jahren gegenüber den anderen Gruppen im Nachteil, denn der Sämling verwendet die Assimilate, um eine holzige Achse aufzubauen, und nicht, wie die anderen Lebensformen, um eine möglichst große assimilierende Blattfläche auszubilden. Infolgedessen ist die Gesamtproduktion im ersten Jahr sehr gering, bei der Buche z. B. nur 1½ g Trockensubstanz.

Aber die holzige Achse hat den Vorteil, daß die Erneuerungsknospen von Jahr zu Jahr auf einem höheren Niveau austreiben und daß die Achsenorgane nicht jedes Jahr neu aufgebaut werden müssen. Deshalb wird die Wettbewerbsfähigkeit gegenüber den Kräutern mit der Zeit immer größer, und schließlich gewinnen die Holzpflanzen, wenn sie die ersten kritischen Jahre überwunden haben, die Oberhand.

Ist keine ausgesprochen ungünstige Jahreszeit vorhanden, dann bleiben auch die Blattor-

gane mehrere Jahre erhalten. Sie werden aber früher oder später abgeworfen und durch neue ersetzt, weil sich zu viele «Schlacken» in ihnen ansammeln, z. B. die im Transpirationsstrom gelösten und nicht verwendbaren Salze.

Ist eine kalte Jahreszeit oder eine Wintertrockenzeit vorhanden, so werden die Blätter abgeworfen. Bei einer Sommertrockenzeit bildet die Pflanze immergrüne, aber kleine und harte Blätter aus. Diese Sklerophyllen können auf diese Weise die Sommertrockenzeit z. T. noch für die Stoffproduktion ausnutzen. Bei langen kalten Wintern und kurzen Sommern setzen sich die immergrünen Nadelbäume durch, deren Assimilationsorgane den Winter aushalten und in der günstigen Jahreszeit gleich mit der Stoffproduktion beginnen können. An der Baumgrenze im extremsten kalten borealen Gebiet hat sich jedoch eine sommergrüne Nadelholzgattung – die Lärche (*Larix*) – durchgesetzt.

Die hohen Bäume sind unter günstigen Bedingungen unter den Holzgewächsen die wettbewerbsfähigsten. Gestattet das Klima keinen Baumwuchs, dann setzen sich die niedrigen Holzpflanzen, die Sträucher oder Zwergsträucher, durch. Sonst kommen sie in den Wäldern nur als untere abhängige Schichten vor.

In der deutschen Sprache haben wir für die verschiedenen Baumbestände der ariden Zone keine allgemein gebräuchlichen Bezeichnungen. Wir wollen folgende vorschlagen:

Wälder – hohe Baumbestände über 10 m, bei denen sich die Kronen mehr oder weniger berühren; es sind dementsprechend dichtere oder lichtere Wälder.

Gehölze – Baumbestände von 4–10 m Höhe (engl. woodland), Deckung der Kronen über 25 %. Auch sie können dichter oder lichter sein.

Baumfluren (offene) – die Entfernung zwischen den einzeln stehenden Bäumen ist meist größer als ihre Höhe. Sowohl die Höhe der Bäume wie auch die Entfernung zwischen ihnen kann sehr stark schwanken.

Sind die Holzpflanzen keine Bäume, so spricht man von Gebüsch oder Strauchformationen bzw. Zwergstrauchformationen, oft wird einfach von Busch gesprochen.

Viele Geographen bezeichnen in den tropischen Gebieten als «Steppe» meist alles, was zwischen Wald bzw. Savanne und Wüste liegt. Aber gerade in diesem Bereich ist die Mannigfaltigkeit der Vegetationstypen so groß, daß man sie nicht «unter einen Hut bringen» darf. Die Bezeichnung «Steppe» ist dafür denkbar

ungeeignet, denn sie ist von dem russischen «Stepj» abgeleitet und wird für die Grasländer der gemäßigten Zone verwendet und nicht für Holzpflanzen-Formationen. Auch die Formationen der subtropisch-tropischen Zone mit Grasflächen sollte man nicht «Steppe», sondern «Grasland» nennen, um Mißverständnisse zu vermeiden. Auf den Savannenbegriff kommen wir erst in Band 2 zurück.

Die Konkurrenzkraft der Bäume untereinander hängt von der Höhe ab, die sie erreichen, und vom Lebensalter. Letzteres ist nicht unbegrenzt, denn das Verhältnis zwischen der produzierenden, assimilierenden Blattfläche und den atmenden Achsen- und Wurzelorganen wird mit der Zeit immer ungünstiger, obgleich die ältesten Holzteile völlig absterben und nicht mehr atmen und alle keine Blätter tragenden Achsenorgane (alte Äste und Zweige) abgeworfen werden. Mit der Zeit nimmt jedoch die Nettoproduktion an neuer Trockensubstanz beim alternden Baum immer mehr ab; wenn sie nicht mehr ausreicht, um eine genügend große Blattfläche zu bilden, stirbt der Baum ab.

Bei Lichtholzarten mit einer relativ kleinen Blattfläche tritt das früher ein (z. B. Birke, Espe), bei Schattenholzarten (z. B. Buche) sehr viel später. Letztere gelangen im Endresultat zur Dominanz, weil sie durch starke Beschattung des Bodens die Verjüngung von Lichthölzern verhindern (vgl. aber Seite 124).

Konkurrenz zwischen Arten derselben Lebensform. Ein sehr anschauliches Beispiel für diese Art der Konkurrenz können wir aus Südwestafrika anführen. Im Gebiet um Mariental steht der Fischfluß-Sandstein an. Bei diesem ist das Gestein entweder fein geschichtet oder gröber gebankt. In den Spalten des Gesteins wurzeln 3 Straucharten: Eine große kräftige *Boscia foetida* (Capparidaceae), eine mittelgroße *Catophractes alexandrii* und ein kleines *Rhigozum trichotomum*, beides Bignoniaceen (Abb. 70).

Auf dem feingeschichteten Gestein wuchs nur *Rhigozum*, weil diese Art mit dem wenigen Wasser in den feinen Spalten auskam. Auf den grobgebankten Schichten mit etwas größerem Wasservorrat in den groben Spalten wuchs der mehr Wasser verbrauchende *Catophractes* und nur an besonders günstigen Stellen die große *Boscia*. Genaue Beobachtungen zeigten, daß die Samen der 3 Arten gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt werden und an allen 3 Standorten keimen. An den günstigsten Standorten verdrängt jedoch *Boscia* die beiden ande-

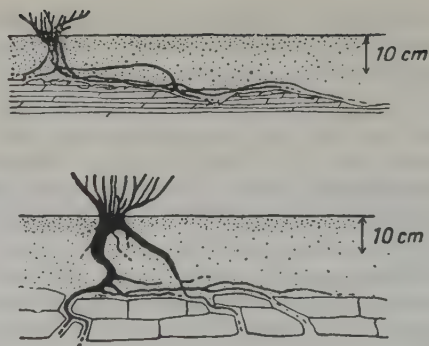


Abb. 70: Gesteinsschichten und Wurzelverhältnisse von *Rhigozum* (oben) und *Catophractes* (unten). Der verhältnismäßig feinkörnige Boden ist punktiert. *Rhigozum* kann nur ganz flach wurzeln; gestrichelt – abgerissene Wurzeln. Weitere Erläuterungen im Text (nach WALTER 1939a).

ren, von denen man nur abgestorbene Pflanzen unter *Boscia* erkennen konnte. An den weniger günstigen Standorten wächst *Boscia* aus Wassermangel nicht. *Catophractes* kann sich auf diesen behaupten und unterdrückt *Rhigozum*, das sich nur auf den ungünstigsten Standorten hält.

Auf die komplizierten Wettbewerbsverhältnisse zwischen Gräsern und Holzpflanzen in den Savannen wird später eingegangen (vgl. Bd. 2, Zonobiom II).

6.5 Zeigerwerte einzelner Pflanzenarten

Wir möchten noch auf die Frage der ökologischen Zeigerwerte der einzelnen Pflanzenarten eingehen, d. h. fragen, ob man aus dem Vorkommen bestimmter Pflanzenarten genaue Rückschlüsse auf die Standortsfaktoren am Wuchsort, also auf die Umwelt der Pflanzen ziehen kann. Das ist wiederholt versucht worden, z. B. in bezug auf den pH-Wert des Bodens usw. Man spricht von Säurezeigern, aber auch von Stickstoffzeigern bei nitrophilen Arten usw. In dieser allgemeinen Form und bei Beschränkung auf ein kleines Gebiet mit einheitlichem Klima ist das zulässig. Es war aber auf internationalen Exkursionen interessant festzustellen, daß, wenn die lokalen Führer bestimmte Zeigerpflanzen erwähnten, die Teilnehmer aus anderen klimatischen Gebieten immer widerspra-

chen. Denn Pflanzenarten, die im humiden Gebiet nur auf Kalkböden mit hohen pH-Werten vorkommen, meiden im ariden Gebiet diese Böden und bevorzugen saure Böden, weil diese feuchter sind. Arten der ariden Gebiete, die im Schatten wachsen, weil sie dort geringere Transpirationsverluste erleiden, wachsen im humiden Gebiet im vollen Tageslicht usw.

Es ist für den Ökologen klar, daß die Wettbewerbsfähigkeit einer Art, und auf die kommt es in Pflanzengemeinschaften an, von dem *Zusammenwirken aller Umweltfaktoren abhängt*. Ändert sich ein Faktor, so bleibt die quantitative Abhängigkeit von einem anderen oder mehreren anderen nicht unverändert. Das gilt insbesondere dann, wenn die Konkurrenten nicht die gleichen sind. Deshalb sollte man in der Ökologie *dem Zeigerwert der Einzelpflanzen sehr kritisch gegenüberstehen*.

Im Gegensatz dazu hat ELLENBERG, der sich sehr intensiv mit dem Wettbewerbsfaktor beschäftigt hat, in einer Schrift «Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas» die Methode der Zeigerwerte bis zu einem beinahe gefährlichen Perfektionismus erweitert.

Für praktisch alle Einzelarten Mitteleuropas, einschließlich der alpinen und der adventiven, werden die Zeigerwerte für die Faktoren Licht, Temperatur, Kontinentalität, Feuchtigkeit, Bodenreaktion und Stickstoff, ergänzt durch Lebensform, Bau und Anatomie, sowie soziologisches Verhalten (Charakterart der Klasse, Ordnung, Verband und Unterverband) angegeben und zwar bei den Faktoren nach einer 10stufigen Skala von 1–9 und \times (indifferent). Diese durch Zahlen gekennzeichneten Stufen sind jedoch keine quantitativen Werte, sondern die Stufen werden nach Augenschein sehr vage, qualitativ charakterisiert, z. B. Lichtzahl 7 = «Halblichtpflanze, meist bei vollem Licht, aber auch im Schatten». Trotzdem gibt ELLENBERG an, wie man die Feuchtigkeitszahl (F) eines Buchenwaldes nach den Feuchtigkeitszahlen (F) der im Unterwuchs vertretenen krautigen Arten berechnen kann, z. B. 5 Arten mit $F_3 = 15$; 7 Arten mit $F_4 = 28$; 12 Arten mit $F_5 = 60$, zusammen 103 somit der Mittelwert der 24 Arten $103 : 24 = F\ 4,3$. Dabei heißt $F_3 =$ Trockniszeiger, auf trockenem Boden häufiger vorkommend als auf frischem, auf feuchtem fehlend; $F_4 =$ zwischen 3 und 5 stehend; $F_5 =$ Frischezeiger, Schwergewicht auf mittelfeuchten Böden, auf nassen sowie auf öfters austrocknenden Böden fehlend. Wie sind dann die Verhältnisse im Bestand mit $F = 4,3$?

ELLENBERG beschränkt die Gültigkeit seiner Zahlen ausdrücklich auf das westliche Mitteleuropa, aber «unter Einbeziehung der Zentralalpen». Die klimatischen Unterschiede zwischen dem Tiefland Mitteleuropas bis zur Schneegrenze der Alpen sind jedoch so gewaltig, daß die Zeigerwertzahlen für die einzel-

nen Arten nicht konstant sein können. Es ist z. B. bekannt, daß Schattenpflanzen unserer Tieflandwälder im Gebirge bei vollem Tageslicht auf Wiesen vorkommen usw. (vgl. dazu Teil 9.1 und 9.2).

Aber auch das Ökotypenproblem (vgl. 9.3) verbietet genaue Aussagen über das Verhalten von Arten. Vom ökologischen Standpunkt aus muß man größte Bedenken gegen eine solche Verwendung von Zahlen äußern. Es wird eine nicht vorhandene Genauigkeit vorgetäuscht, die von unkritischen Lesern buchstabengetreu übernommen werden könnte.

Besonders problematisch ist dieses Verfahren in Mitteleuropa – einem Raum, in dem durch ständige Eingriffe des Menschen keine Pflanzengemeinschaft im ökologischen Gleichgewicht mit der Umwelt steht; man denke nur an die Wirkung der Herbizide, die Immissionen aus der Luft, mechanische, unkontrollierte Eingriffe der Forst- und Landwirte usw.

Daraus ergeben sich für eine bestimmte Art je nach den Eingriffen des Menschen ganz verschiedene Konkurrenten, was sofort den Zeigerwert der Art verändert.

Trotzdem hat ELLENBERG seine Zeigerwerte ohne jede Einschränkung seiner «Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht» (3. Aufl. 1982) beigelegt, obgleich diese perfektionistischen Zeigerwerte gerade aus «ökologischer Sicht» kaum zu vertreten sind (vgl. dazu p. 111, rechts, pH-Werte).

6.6 Die Beziehungen zwischen Synusien einer Pflanzengemeinschaft: Dominante, abhängige und komplementäre Arten

Wir wollen von einem Laubwald-Ökosystem ausgehen, das aus 2 oder mehreren Schichten aufgebaut ist, die man als Synusien betrachten kann. Die Arten einer Synusie stehen miteinander in Wettbewerb, wobei die konkurrenzkräftigeren im Endresultat, wenn ein Gleichgewicht eingetreten ist, zahlreicher vertreten sein werden als die schwächeren. Mischbestände sind in der Natur die Regel. Schichten, die nur aus einer Art bestehen, sind eine Folge der Florenarmut, wie z. B. im europäischen Raum oder von extremen Bedingungen, z. B. in den Rocky Mountains von Nordamerika, wo die natürlichen *Picea engelmannii*-Wälder nur an der oberen Waldgrenze vorkommen, im Gegensatz zu den Mischwäldern der unteren Stufen.

Mischbestände sind die Regel. Sie werden schon durch die Schwankungen der Umweltbedingungen von Jahr zu Jahr begünstigt. In Trockenjahren wird die eine Art gefördert, in feuch-

ten Jahren eine andere. In den Tropen hat man außerdem beobachtet, daß die Samen der Baumarten unter dem Schirm der eigenen Art schlechter keimen als unter anderen, d.h. daß von Generation zu Generation ein Platzwechsel stattfindet, somit eine «Rotation» erfolgt, was zur Erhaltung von Mischbeständen beiträgt. Ähnliches wurde auch bei unseren Wiesen festgestellt (LIETH, 1958). Man muß stets unterscheiden zwischen dominanten Synusien (Schichten) innerhalb eines Bestandes und dominanten Arten innerhalb einer Synusie!

In Europa wird die Ansicht vertreten, daß die Baumart, die den meisten Schatten ertragen kann und deren Keimlinge im Schatten aufwachsen können, z. B. die Buche, sich absolut durchsetzen muß und alle anderen mehr Licht verlangenden Arten verdrängen wird. Aber in natürlichen, von der Forstwirtschaft nicht beeinflussten Urwäldern sind die Verhältnisse viel komplizierter.

Bei uns sind Waldbestände mit Eiche in der oberen Schicht und Hainbuche in der unteren, die sogenannten Querceto-Carpineten, vom Menschen künstlich geschaffene Bestände (früherer Mittelwald), weil die Eichenkeimlinge im Schatten der Hainbuche absterben. Aber im Kaukasus gibt es entsprechende natürliche Bestände aus der lichtliebenden Eichenart *Quercus iberica* und der Schattholzart *Carpinus caucasica*, die unseren Arten sehr nahe stehen (WALTER 1974, S. 381).

Auch im Kaukasus steht die Eiche im scharfen Wettbewerb mit der Hainbuche: viele Eichenstämme sterben ab, einige wachsen jedoch über die niedrigerwüchsige Hainbuche hinaus, so daß der Wettbewerb aufhört. Die Eichen werden sehr alt und erreichen mit 180 Jahren einen Stammdurchmesser von 50–100 cm; auf sie entfällt der Hauptanteil des Holzvorrats. Die Hainbuche mit ihrem Jungwuchs wächst zwischen den mächtigen Eichen, unter denen sich am Boden lockere Eichenblattstreu ansammelt, die als Keimbett für Hainbuchen ungünstig, für Eicheln dagegen günstig ist. Infolgedessen findet man unter den Eichen viele Eichensämlinge, die jedoch infolge der Beschattung nach einigen Jahren absterben. Eichenjungwuchs fehlt somit ganz und man erhält den Eindruck, daß die Eiche aussterben muß. Wenn jedoch ein alter Eichenbaum umstürzt, dann entsteht im Kronendach eine große Lücke. Nun können einige der 1–4-jährigen Eichen rasch eine größere Höhe erreichen und

über die gleichzeitig heranwachsenden Hainbuchenkeimlinge hinauswachsen und mit der Zeit die obere Baumschicht bilden, d. h. der zweischichtige Mischwaldbestand ohne Eichenjungwuchs bleibt dauernd erhalten. Man sieht, daß nur genaue und langfristige Beobachtungen zur Lösung der verschiedenen Fragen beitragen.

MAYER und TIEHL (1979) untersuchten die Eichen-Buchenwälder in Mitteleuropa: Naturschutzgebiet «Lainzer Tiergarten» (Wienerwald), Unterhölzerwald bei Donaueschingen, Bialowjesch (Polen) und das Urwaldreservat Krakovo (Slowenien). Nur im letzteren mit einer weitgehend natürlichen Wildldichte und ungestörter Entwicklung des Jungwuchses ist eine Kontinuität der Lichtholzart Eiche möglich, während sie in den anderen, meist infolge eines zu hohen Wildbestandes, unter dem der Eichenjungwuchs besonders leidet, von der Schattenbaumart verdrängt wird.

Von den einzelnen Schichten sind allgemein die oberen Schichten, somit die Baumschicht gegenüber der Krautschicht *dominant*, die Arten der Baumschicht sind die aufbauenden Arten der ganzen Gemeinschaft und bestimmen die Lichtverhältnisse, unter denen die *abhängigen* Arten der Krautschicht wachsen, ebenso wie die viel ausgeglicheneren Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse der Krautschicht am Waldboden. Durch das abfallende Laub bildet sich über dem mineralischen Boden die Streu- und Humusschicht, in der die krautigen Arten wurzeln. Daß diese Krautschicht aus mehreren Synusien bestehen kann, wurde bereits erwähnt (S. 54). Auch diese Krautsynusien sind fast immer Mischbestände, schon weil durch die Lichtflecken am Boden und geringe Unebenheiten mit größerer Feuchtigkeit in den kleinen Senken ein Mikromosaik der Umweltbedingungen besteht. Ganz homogene Flächen gibt es im Wald nicht, insbesondere nicht in natürlichen Wäldern.

Neben den dominanten und abhängigen Arten kommen in einem Bestand auch *komplementäre Arten* und Synusien vor. Sie ergänzen die Pflanzengemeinschaft, indem sie noch vorhandene freie Nischen im Bestand ausfüllen.

Ein typisches Beispiel für solche komplementäre Arten sind die Frühlingsgeophyten der Laubwälder (in Mitteleuropa *Galanthus*, *Leucojum*, *Scilla*, aber auch *Ficaria verna*, *Corydalis* ssp., *Anemone* ssp., *Adoxa* u. a.). Ihr Assimilat-haushalt wurde bereits besprochen (S. 55 ff.).

Die Streuschicht erwärmt sich im Frühjahr vor der Belaubung sehr rasch, *weil ihre Temperaturleitfähigkeit infolge der geringen Wärmekapazität* (hoher Luftgehalt) sehr hoch ist. FIRBAS (1928) stellte fest, daß sich die Laubstreu vor der Belaubung der Bäume in Mitteleuropa bereits Ende April, Anfang Mai an sonnigen Tagen auf über 25–30°C, oft sogar bis 40° erwärmt, was das Austreiben der Frühlingsgeophyten, die in dieser Schicht wurzeln, begünstigt. Sie können ihre normale Entwicklung vor der Belaubung der Bäume abschließen. Dies wird nicht durch die Beschattung erzwungen. Denn sorgt man für bessere Beleuchtung, so wird ihre Entwicklungszeit eher verkürzt. Die Arten gehören z. B. zu mediterranen Gattungen, die dort die kurze Vegetationszeit nach dem Winterregen und vor Beginn der Sommerdürre ausnutzen. Sie waren somit für die Nische im Laubwald, die sie ausfüllen, präadaptiert.

Diese Synusie der Frühjahrsgeophyten ist nur für die laubabwerfenden Wälder des ZB VI bezeichnend, d. h. der Klimazone mit einer kalten Jahreszeit. Denn nur bei diesen Wäldern ergibt sich die entsprechende Nische, durch die Verzögerung des Laubaustriebs der in den tieferen, sich später erwärmenden Bodenschichten wurzelnden Bäume. Bei den laubabwerfenden Wäldern der tropischen Zone hängt der Laubaustrieb von der Durchfeuchtung der tieferen Bodenschichten nach dem Beginn der Regenzeit ab. Da jedoch die ersten Regen bereits relativ starke Güsse sind, erfolgt die Durchfeuchtung der oberen meist kaum ausgebildeten Streuschicht und der tieferen von den Bäumen durchwurzelter Bodenhorizonte fast gleichzeitig.

Bei immergrünen Laubwäldern und Nadelwäldern fehlt diese lichte Zeitschicht am Waldboden natürlich ganz.

Komplementäre Synusien der Laubwälder sind auch die der Flechten an den Baumstämmen oder die der Moose an der Stammbasis. Sie füllen Nischen aus, die für Blütenpflanzen nicht besiedelbar sind.

6.7 Kritisches zur Pflanzensoziologie mit Bemerkungen zur Vegetationskunde in der USSR

Aus den vorhergehenden Ausführungen geht die starke Abhängigkeit der Krautschicht von der Baumschicht hervor. Letztere bestimmt das Mikroklima am Waldboden, insbesondere die Lichtverhältnisse, ebenso wie die Nährstoffmenge im Boden, die für die Krautschicht übrig bleibt. Ein besonders starker Einfluß der Baumschicht auf die Krautschicht wird, wie bereits erwähnt, durch die fallende Streu ausgeübt, deren chemische Zusammensetzung und Zersetzbarkeit bei den einzelnen Baumarten sehr große Unterschiede aufweist. Die Streu ihrerseits ist aber das Ausgangsprodukt für die Ausbildung der Humusschicht, in der die Krautschicht wurzelt.

Das alles gilt unabhängig davon, ob es sich um eine natürliche Baumschicht handelt oder um eine unnatürliche durch die forstliche Bewirtschaftung bestimmte. Bei letzterer ist die Bestandesgeschichte – die Zusammensetzung der Baumschicht des Vorbestands, die Art der Verjüngung der Baumschicht, die Häufigkeit der Pflegehebe – von besonderer Bedeutung für die Krautschicht.

Trotzdem wird von den Pflanzensoziologen die gerade bestehende floristische Zusammensetzung der Krautschicht als Grundlage für die Klassifikation der Waldgesellschaften benutzt; es werden sogar Aussagen über die für den Anbau geeignetste Baumart gemacht, obgleich für die Bäume das Makroklima ausschlaggebend ist und der Wassergehalt der meist tiefer durchwurzelter Bodenschichten unter dem Humushorizont; diese ökologischen Zusammenhänge innerhalb der Pflanzengemeinschaft werden zu wenig beachtet.

BRAUN-BLANQUET, der Begründer der Pflanzensoziologie hat ja zunächst einen Pflanzenbestand als eine Art «Organismus» und die Pflanzengesellschaften als etwas so Beständiges und so gut Abgegrenztes angesehen, wie es die Pflanzenarten selbst sind. Darauf beruht sein hierarchisches, floristisches System – die Syntaxonomie, die ja der Arten-Taxonomie nachgeahmt wurde. Bis heute halten die Pflanzensoziologen an der «soziologischen» Progression fest (WILMANN 1978). Aber für die Bestände spielt nicht die floristische Stellung

der Arten eine Rolle, sondern ihre ökologischen Eigenschaften, insbesondere die der dominanten Arten, die für das Ökosystem bestimmend sind, und nicht die der spezialisierten Arten, die meist nur eine kleine ungenutzte Nische ausfüllen (viele sogenannte «Charakterarten» der Krautschicht).

Mitteleuropa, das Arbeitsgebiet der Pflanzensoziologen, ist eines der vom Menschen am intensivsten genutzten Gebiete. Es gibt hier überhaupt keine natürlichen Pflanzengemeinschaften; selbst kleinste ungenutzte Flächen werden durch die Luft- und Wasserverschmutzung oder durch Grundwasserregulierung u. a. beeinflusst. Die wichtigsten ökologischen Faktoren sind in Mitteleuropa die verschiedenen Eingriffe des Menschen. Deswegen muß man bei der ökologischen Gliederung der Pflanzendecke von diesen ausgehen, wie es ELLENBERG (1978) aus ökologischer Sicht getan hat, und auch die Eingriffe in der Vergangenheit berücksichtigen. Es wäre deshalb sogar besser, nicht einmal von «naturnahen» Wäldern zu sprechen; denn im Mittelalter wurden fast alle Wälder durch die Holznutzung und Waldweide zu offenen Beständen mit einzelnen Baumgruppen degradiert. Auch in unbesiedelten bewaldeten Gebirgen litten die Bestände durch Köhlerrei, Glashütten und Eisenhämmer sehr stark. Erst 1816 erschien das Werk von H. von COTTA «Anweisung zum Waldbau», in dem die «Holzäcker» als Modell dienten, um auf rationelle Weise aus dem Walde nachhaltig den größten Nutzen zu erzielen. Es entstanden homogene Bestände, oder aus früheren Mittelwäldern hervorgegangene Hochwälder auf einheitlich bewirtschafteten größeren Flächen, die im vergangenen halben Jahrhundert von den Pflanzensoziologen untersucht wurden. Selbst die gleichaltrigen domähnlichen reinen Buchenwälder sind das Produkt der Schirmschlag-Wirtschaftsform und durchaus keine naturnahen Bestände:

Sie gehen aus einem dichten Jungwuchsstadium ohne Krautschicht hervor, ihnen fehlt die große Masse der stehenden oder liegenden toten Stämme, die sehr wichtige Keimorte in Naturwäldern darstellen, weil sie eine große Rolle für die Verjüngung bestimmter Baumarten spielen. Das gilt auch für die sonst naturnäheren Plenterwälder mit Einzelstammnutzung ohne Schlagflächen aus Tanne und Buche, z. B. im Schwarzwald. Homogene, natürliche Bestände mit einer gleichaltrigen Baumschicht kommen nur auf Brandflächen vor, z. B. die Kiefernwälder

der nach Blitzeinschlag im Yellowstone Park. Sie erinnern an unsere Kiefernforste, nur stehen die Bäume nicht so regelmäßig in Reihen und weisen sehr unterschiedliche Wuchsleistungen auf. Sonst sind homogene Bestände meistens ein Zeichen einer gleichmäßigen Bewirtschaftung von größeren Waldschlägen, Grünland- oder Ackerflächen, bzw. die Folge von sehr extremen Umweltfaktoren (Quellerfluren des Wattenmeeres, Sand- oder Sumpfflächen usw.). Auf solchen entwickeln sich gut unterscheidbare Pflanzengemeinschaften, die von den Pflanzensoziologen beschrieben werden. Aber sobald die Eingriffe des Menschen sich ändern – und das ist in den letzten Jahrzehnten der Fall, ändern sich auch die Pflanzengemeinschaften. Deshalb ist die genaue Kenntnis der Eingriffe des Menschen, beim Wald im letzten Jahrhundert, notwendig. Aber gerade darüber machen die Pflanzensoziologen keine Angaben. Für die Krautschicht des Waldes ist der Vorbestand, die Art der Verjüngung und die Zahl der Pflegehebe u. a. m. von Bedeutung, für die Wiesen die Aussaat nach dem Umbruch, alle Einzelheiten der Bewirtschaftung usw. Die Pflanzenliste zur Zeit der Aufnahme mit Mengenangaben genügt nicht.

Heute werden von der Forstwirtschaft Mischbestände angestrebt, große Schlagflächen vermieden, in der Landwirtschaft setzt man Maschinen und Herbizide ein. Grünland wird zur Sozialbrache, und ungenutztes Ödland verschwindet, die Gewässer verschmutzen immer mehr. Infolgedessen haben die früheren pflanzensoziologischen Aufnahmen nur noch historischen Wert. Die Pflanzensoziologen verwenden zu wenig Zeit für die Beobachtung der sich fortwährend ändernden Pflanzendecke der Kulturlandschaft, und zuviel für die Bearbeitung der im Notizbuch festgehaltenen Bestandsaufnahmen von subjektiv ausgewählten Probeflächen, auf die insgesamt ein verschwindend geringer Anteil der Gesamtfläche entfällt. Mit 100 000 Aufnahmen von je 100 m² wird nur die Vegetation einer 10 km² große Fläche erfaßt.

Als didaktisches Mittel sind die Bestandsaufnahmen auf 100 m² großen Probeflächen für den Unterricht sehr geeignet. Sie zwingen den Anfänger, die Pflanzenarten in allen Entwicklungsstadien zu erkennen und nicht nur im blühenden. Wenn man solche Aufnahmen kontinuierlich anordnet (und nicht willkürlich auswählt) auf einer Fläche mit einem sich langsam ändernden ökologischen Faktor, so zeigt ein

solches «Vegetationsprofil», daß *einzelne Arten* nacheinander verschwinden und neue hinzukommen, d. h. daß die Pflanzendecke ein Kontinuum ist. Zwischen den einzelnen Arten bestehen keine soziologischen Bindungen. Es gibt keine natürlichen, scharf abgegrenzten Pflanzengesellschaften, die man in einem hierarchischen, nach floristischen Gesichtspunkten aufgestellten System zusammenfassen kann. Das widerspräche allen ökologischen Erfahrungen.

Deshalb ist eine «Ökologische Pflanzensoziologie» ein Widerspruch in sich, was das bei WILMANN (1978) aufgestellte System deutlich zeigt. Der Schlüssel ist nach physiognomischen und ökologischen Merkmalen aufgestellt; die Hauptgliederung erfolgt nach ökologischen Formationen, die ökologisch sehr anfechtbar sind. Ordnungen und Assoziationen sind floristisch gefaßt und die Gesamtanordnung erfolgt nach der soziologischen Progression. Auf diese Weise kommt es, daß z. B. von der ökologischen Gruppe der halophilen Gesellschaften das *Salicornietum* u. a. neben den Tritt- und Ackerunkrautgesellschaften stehen, die Salzrasen aber zusammen mit dem Wirtschaftsgrünland. Die alpinen Schneetälchen gehören zur selben Formation wie die Niedermoore, die den Schneetälchen ökologisch ähnlichen und im Gelände benachbarten und azidophilen *Curvuletten* stehen dagegen bei kalkholden *Seslerieten*; auf die Bruchwälder folgen sofort die extrem andersartigen trockenen Schneeheide-Kiefernwälder usw.

Die Vegetationskunde ist ein Teilgebiet der Ökologie und nicht der Soziologie der Pflanzen, Tiere und Menschen.¹

Die spezielle Aufgabe jeder Vegetationskunde muß es sein, eine klare Vorstellung von der natürlichen Pflanzendecke eines bestimmten Gebietes (als Endziel der gesamten Erde) zu geben; ihres Aussehens, der Gesetzmäßigkeit ihrer Gliederung und ökologischen Abhängigkeit von den Umweltfaktoren. Die geographische Komponente ist stets zu berücksichtigen. In dicht besiedelten Gebieten stößt die Rekonstruktion häufig auf Schwierigkeiten. Allen diesen Forderungen wird die Pflanzensoziologie nicht gerecht, am wenigsten der geographischen. Ihr Ziel ist es, eine Liste aufzustellen von abstrakten Assoziationen nach Klassen, Ordnungen und Verbänden angeordnet, wobei diese Rangstufen nur durch ökologisch und pro-

duktionsmäßig meist unwesentliche Charakterarten gekennzeichnet werden. Diese Liste gibt keinerlei Vorstellung von der Pflanzendecke, ebensowenig wie die nicht nach Schichten getrennte Pflanzenartenliste der Assoziation vom Aufbau der Pflanzengemeinschaft. «Begleitpflanzen», selbst wenn sie dominant und aufbauend sind, werden nur nebenbei erwähnt.

Von den verschiedenen Schulen, die sich mit der Vegetation beschäftigen und oft gegenseitig scharf bekämpfen, hat nur die in der UdSSR die obengenannten Ziele erreicht und einen klaren Überblick der Vegetation von einem gewaltigen Gebiet gegeben, das einem *Sechstel der gesamten Landoberfläche der Erde entspricht!* Während die übrigen Schulen mit den kleinsten Einheiten der Vegetation anfangen und im Kleinkram stecken blieben, ging man in Osteuropa sofort von den großen Vegetationszonen aus (Tundra-, borealer Nadelwald, Laubwald, Steppen, Halbwüsten- und Wüstenzone) und gliederte diese bis hinunter zu den Assoziationen, die durch die dominanten Arten der einzelnen Schichten gekennzeichnet und benannt werden, so daß man sofort ein klares Bild von der Pflanzengemeinschaft erhält und sie ins System einordnen kann. Das Ergebnis sind jeweils sehr anschauliche Monographien der Pflanzendecke einzelner großer Teilgebiete. Die Erforschung des Gesamttraumes von der Ostsee bis zum Pazifik und vom Eismeer bis Zentralasien wurde von einer zentralen Stelle planmäßig geleitet, von der Geobotanischen Abteilung der Akademie der Wissenschaften in Leningrad mit über 100 wissenschaftlichen Mitarbeitern in den Abteilungen 1. Äußerster Norden, 2. Waldzonen, 3. Aride Zonen, 4. Experimentelle Phytözönologie, 5. Biogeozönologie = Ökosystemforschung, 6. Phänologie, 7. Boden-Ökologie, 8. Kartographie. Nebenstellen sind für Sibirien in Nowosibirsk und für den Fernen Osten in Wladiwostok eingerichtet. Ähnliche Zentren haben die einzelnen Volksrepubliken (z. B. Kiew, Tbilisi, Aschabad usw.).

Während der Vegetationszeit arbeitet ein Team von Spezialisten in oft noch unerschlossenen Gebieten (z. B. Zentral-Kasachstan) engste zusammen in den für einige Jahre eingerichteten Feldstationen. Vegetation und Boden werden stets als Einheit betrachtet, meist wird das ganze Ökosystem mit allen Komponenten untersucht und das Gebiet kartiert. Die Ergebnisse wurden schließlich in einer Vegetations-

¹ BRAUN-BLANQUET, obgleich selbst kein Ökologe, war für ökologische Probleme sehr aufgeschlossen und man konnte mit ihm gut zusammenarbeiten (BRAUN-BLANQUET und WALTER 1931).

karte (8 Blätter, 1 : 4 Millionen) zusammengefaßt mit einer Erläuterung in zwei Bänden: E. M. LAVRENKO und V. B. SOZAVA 1956: *Descriptio Vegetationis URSS*, 971 pp. Akad. Sci URSS, Mosqua-Leningrad. Diese Karte ist äußerst detailliert mit 109 Hauptsignaturen, die noch durch Buchstaben in eine Anzahl Varianten aufgeteilt sind, wobei man stets erkennen kann, auf welchen Flächen die natürliche Vegetation durch Kulturen ersetzt ist. Dazu kommt eine hervorragende Vegetationskarte der Ukraine von Ju. D. KLEPOV, die noch nicht veröffentlicht ist (vgl. H. WALTER 1954, p. 139 ff.). 1979 erschien eine Vegetationskarte der Mongolischen Volksrepublik (Äußere Mongolei) mit 98 Signaturen (1 : 1,5 Millionen) von A. A. YUNATOV und B. DASHNYAN et al. Das Gebiet erstreckt sich von 90° E bis 120° E sowie von 52° N bis 42° N und umfaßt im Süden die Wüste Gobi.

Schließlich sei noch die neue Bearbeitung genannt: *Vegetation des Europäischen Teiles*

der USSR 1980, 427 Seiten, Nauka-Leningrad (in Russisch), mit 9 Karten (1 : 7,5 Millionen: I. Verbreitung von 21 Tundren-, II. von 40 Fichtenwald-, III. von 30 Kiefernwald-, IV. von 19 Laubwald-, V. von 24 Steppentypen, VI. von 19 Felsgesellschaften, VII. von 23 Wüstentypen, VIII. von 5 Moor- und IX. von 14 Auenwaldtypen mit genauen Beschreibungen.

Diese Forschungen sind im Westen infolge der Sprachbarrieren und des Eisernen Vorhangs leider fast unbekannt geblieben. Nur eine Zusammenfassung in deutscher Sprache unter Auswertung der größeren Monographien gibt einen gewissen Überblick über das Gesamtgebiet der Vegetation von Osteuropa, Nord- und Zentralasien (WALTER 1974). Dazu kommt eine mehr ökologische Zusammenfassung «Overview of Eurasian continental deserts and semi-deserts» (H. WALTER et al. 1983 in Band 5 der «Ecosystems of the World», Elsevier-Amsterdam).

7 Sukzessionslehre – Klimax – Zonale Vegetation

7.1 Kritik der primären Sukzessionen und des Klimaxbegriffs

F. E. CLEMENTS veröffentlichte 1916 das große Werk «Plant Succession». Seine dynamische Betrachtungsweise wurde für die Vegetationskunde in U.S.A. maßgebend und auch von TANSLEY sowie BRAUN-BLANQUET weitgehend übernommen. Es war eine große theoretische Konzeption, aber sie entsprach nicht den natürlichen Gegebenheiten und ist ein gutes Beispiel dafür, wie gefährlich es für einen Ökologen ist, ohne genaue Beobachtungen im Gelände zu theoretisieren, was jedoch auch heute noch gerade dann geschieht, wenn Erfahrungen in natürlichen, durch den Menschen möglichst wenig veränderten Gebieten fehlen.

Die Pflanzengemeinschaften befinden sich nicht in einem statischen, sondern in einem dynamischen ökologischen Gleichgewicht. Dauernd sterben einzelne Individuen ab und werden durch jüngere ersetzt. In Extremjahren kann die Artenkombination quantitativ und qualitativ eine starke Veränderung erfahren, die sich erst nach Jahren wieder ausgleicht. Aber im allgemeinen wird die Gemeinschaft, ebenso wie die Ökotope, um einen gewissen Mittelwert pendeln. Erst wenn sich bestimmte Außenfaktoren dauernd in einer Richtung verändern, z. B. ein ständiger Anstieg des Grundwassers eintritt usw., wird aus der ursprünglichen Artenkombination eine ganz andere entstehen. Diese Aufeinanderfolge von verschiedenen Gemeinschaften an ein und demselben Wuchsort bezeichnen wir als **Sukzession**. Geht dabei der Anstoß von der Vegetation selbst aus, z. B. bei Anhäufung von Torf, dann sprechen wir von einer autogenen Sukzession; ist dagegen die Veränderung des Standortes die eigentliche Ursache, dann handelt es sich um eine allogene Sukzession.

Nach CLEMENTS ist jede Gesellschaft ein zu einer primären Serie gehörendes Stadium. Diese primären Sukzessionen sollen mit einem vegetationslosen Substrat (Wasser, Sand, Fels oder Salzböden) beginnen und über viele Sta-

dien schließlich alle zu einem Endstadium, der **Klimaxgesellschaft**, führen, die jeweils für ein bestimmtes Gebiet charakteristisch ist. Diese rein theoretische Konzeption entspricht nicht der Wirklichkeit.¹⁾ Der größte Teil der Landmassen ist seit Jahrmillionen von einer Pflanzendecke überzogen, die sich mit der Entwicklung der verschiedenen Gruppen des Pflanzenreichs und entsprechend den jeweiligen klimatischen Verhältnissen änderte. In dem früher vergletscherten Gebiet der Holarktis fand allerdings in der Postglazialzeit eine Wiederbesiedlung des nackten Bodens statt, aber sie vollzog sich entsprechend der Erwärmung des Klimas und der Einwanderung der einzelnen Arten. Es handelt sich somit nicht um eine primäre Sukzession im Sinne von CLEMENTS. Pionierstadien können wir auch heute noch am Ufer von Wasserbecken, an Meeresküsten, in Wanderdünengebieten, an Felswänden und auf Schuttmassen beobachten. Um sie herum erkennt man leicht die Zonation der Vegetation. Aus dem Nebeneinander darf man jedoch nicht ohne weiteres auf eine Aufeinanderfolge schließen. Pionierstadien mit der anschließenden Zonation sind meist sehr stabil, selbst in der scheinbar so dynamischen Landschaft der «bad lands» (fast vegetationslose, stark erodierte, weiche Tertiärschichten). Denn in S- und N-Dakota hat es sich auf Grund von alten photographischen Aufnahmen einwandfrei erwiesen, daß nach 40 Jahren keine merkliche Veränderung der Steilhänge mit ihren Erdpyramiden eingetreten war. Veränderungen, die sich in Jahrtausenden vollziehen, kann man nicht als zu einer Klimaxge-

¹⁾ Die Unhaltbarkeit des Klimaxbegriffes als das eines Endstadiums für alle Serien innerhalb eines bestimmten Gebietes – die Lehre vom «Monoklimax» – wurde bald erkannt. Da es in einem Gebiet immer mehrere verschiedene Endstadien gibt, wurde der Begriff «Polyklimax», aber auch «Paraklimax» eingeführt; oder man sprach im Gebirge von einem «Klimaxschwarm» an den verschiedenen Hängen usw. Dadurch wurde der Begriff nur noch unklarer und man sollte in Zukunft den Klimax-Begriff ganz fallen lassen.

sellschaft strebende Primärsukzession bezeichnen, da in diesem Zeitraum das Klima nicht als konstant betrachtet werden darf. Ohne Änderung der Standortbedingungen sind fast alle Pflanzengemeinschaften sehr stabil, es sei denn, das Gleichgewicht wurde durch den Menschen zerstört. Man soll deshalb von Sukzessionen nur dort sprechen, wo diese sich in relativ kurzen Zeiträumen direkt verfolgen lassen oder auf Grund von alten Karten feststellbar sind, z. B. bei Verlandungen von Gewässern, in Dünengebieten, bei Bergstürzen, auf jungen vulkanischen Gesteinen usw. In wenigen Fällen lassen sich Sukzessionen auf Grund von Bodenaufschlüssen, z. B. an Torfprofilen, nachweisen, deren Alter bis über 10 000 Jahre betragen kann. Aber auch in diesem Fall ist die Aufeinanderfolge meist durch klimatische Änderungen oder Landsenkungen beeinflusst worden.

Die auf Grund von Zonationen aufgestellten anschaulichen Sukzessionsreihen kann man, ihres hypothetischen Charakters entkleidet, als **ökologische Reihen** beibehalten, d. h. als eine Zonation, die sich auf Grund einer räumlichen, nicht zeitlichen, Änderung eines Standortfaktors ergibt, z. B. zunehmende Tiefe des Grundwasserspiegels (um ein Wasserbecken), steigende Tiefgründigkeit des Bodens (um Felsflächen), abnehmender Salzgehalt des Bodens (um Salzpfannen) oder Veränderung der Beweglichkeit und zunehmende Auslaugung des Sandes (in Dünengebieten) usw. Eine dynamische Betrachtungsweise ist durchaus anzustreben, aber sie darf nicht den realen Boden verlassen und in Spekulationen ausufern. Sie ist stets am Platze bei den **sekundären Sukzessionen**, d. h. solchen, die sich einstellen, wenn bei Kulturformationen oder bei anthropogenen Gesellschaften die menschlichen Eingriffe aufhören (z. B. auf aufgelassenen Äckern, nicht mehr gemähtem oder beweidetem Grünland) oder wenn die Standortverhältnisse durch Eingriffe des Menschen verändert werden, z. B. auf entwässerten Mooren, bzw. durch Katastrophen (Windbruch u. a.). Hier lassen sich die Sukzessionen, die in der Richtung zur natürlichen Vegetation oder zur Anpassung an die neuen Standortverhältnisse führen, direkt verfolgen. Sie sind oft von großer praktischer wie auch theoretischer Bedeutung. Sonst aber sollte man nicht von Sukzessionsstadien sprechen.

Die Ablehnung der Lehre von den primären Sukzessionen führt auch zur Ablehnung der Klimaxgesellschaft als Endstadium. Statt des-

sen benützen wir den Begriff der **zonalen Vegetation** (WALTER 1954).

Man erhält von der jeweiligen zonalen Vegetation den besten Eindruck, wenn man durch den Menschen wenig beeinflusste Teile der Kontinente in geringer Höhe senkrecht zum Klimagefälle überfliegt und beobachten kann, wie mit der Klimaänderung eine bestimmte zonale Vegetation die andere ablöst. Dies wird auf den Vegetationskarten der einzelnen Kontinente meist dargestellt. Die dem Klima entsprechende zonale Vegetation trifft man jedoch nur auf Flächen, auf denen sich das jeweilige Regionalklima voll auswirkt. Wir nennen solche Biotope **Eu-Klimatope** (russisch «Plakor»). Es sind ebene erhöhte Flächen mit tiefgründigen Böden, die weder zu durchlässig (wie Sand) sind, noch zur Wasserstauung (wie Tonböden) neigen, also etwa lehmige Sande oder sandige Lehme, in die der Regen eindringt, ohne oberflächlich abzufließen, und wo der Regen zum größten Teil als Haftwasser gespeichert wird; ein Grundwassereinfluß muß fehlen. Der zonalen Vegetation entsprechen die zonalen Bodentypen.

Da die Eu-Klimatope für die Landwirtschaft besonders günstig sind, werden sie in besiedelten Gebieten meistens von Kulturformationen eingenommen. Die zonale Vegetation läßt sich dann nur aus kleinen Resten erschließen, in islamischen Ländern z. B. aus dem Baumbestand der ältesten Friedhöfe oder am Grabmal von Heiligen, weil das Fällen eines Baumes an solchen Plätzen als schwerer Frevel seit dem Beginn der Besiedlung unterblieb. Auch die Prärievervegetation läßt sich in Nordamerika auf den noch nicht belegten Teilen der Friedhöfe studieren, die Steppenvegetation Osteuropas auf den prähistorischen Kurganen. Man wird natürlich auch Bodenprofile, pollenanalytische Untersuchungen, geschichtliche Angaben in Archiven, d. h. alles mit heranziehen, was Auskunft über die ursprüngliche Vegetation erteilen kann. Die unberührt gebliebene Vegetation auf nicht ackerfähigen, flachgründigen Böden kann im Verbreitungszentrum einer zonalen Vegetation unter gewissen Vorbehalten Anhaltspunkte liefern, unterscheidet sich dagegen in den Zonen-Randgebieten wesentlich von der auf tiefgründigen Böden.

Es kann jedoch unter natürlichen Verhältnissen die zonale Vegetation in ausgedehnten Gebieten ganz fehlen, z. B. wenn das Grundwasser so hoch ist, daß Sümpfe und Moore alles bedek-

ken (W-Sibirien, Sudd-Gebiet am Nil) oder in den Sandgebieten und Alluvionen der Urstromtäler oder auf ausgedehnten, noch nicht vom Verwitterungsboden bedeckten Lavadecken, bzw. auf Salzböden weiter abflußloser Becken. In diesem Falle hat man es mit Pedobiomen mit einer **azonalen Vegetation** zu tun, die viel stärker durch die speziellen Bodeneigenschaften beeinflusst wird und auf die das Klima sich nur in schwächerem Maße auswirkt.

Die zonale Vegetation kommt aber auch außerhalb ihres Klimagebietes als **extrazonale Vegetation** nach dem «Gesetz der relativen Standortskonstanz und des Biotopwechsels» (vgl. Teil 9) vor, wenn durch die besonderen lokalen Verhältnisse des Biotops die Standortverhältnisse denen der Klimatope der zonalen Vegetation entsprechen (vgl. p. 190).

Die extrazonale Vegetation kann uns somit Auskunft geben über die zonale Vegetation einer humideren oder kälteren bzw. einer arideren oder wärmeren Zone, wenn dort die zonale Vegetation vernichtet worden ist.

Der Begriff der zonalen Vegetation sollte nur bei großräumigen Betrachtungen für die Gliederung der natürlichen Vegetation ganzer Kontinente verwendet werden. Nur dann macht sich der Einfluß des Klimas deutlich bemerkbar, und die lokalen, durch Boden, Relief und Exposition bedingten Unterschiede treten in den Hintergrund.

7.2 Die Struktur der zonalen Urwälder

Man darf nicht denken, daß die zonale Vegetation eine völlig homogene Pflanzendecke darstellt. Ganz abgesehen von den nach Katastrophen, (Bränden, Sturmschäden, Überschwemmungen, Epidemien durch Schädlinge usw.) oft auf großen Flächen ablaufenden sekundären Sukzessionen, läßt sich meist eine zyklisch ablaufende innere Dynamik feststellen. Man wurde auf diese besonders bei Urwäldern aufmerksam. Unberührte Urwälder sind heute eine Seltenheit und solche, die lange Zeit beobachtet wurden, in noch höherem Maße. In Europa gibt es das 130 000 ha große Urwaldgebiet von Bialowjesch auf der Ostsee-Schwarzmeer-Wasserscheide, 70 km nördlich von Brest-Litowsk mit sehr heterogenen, vorwiegend nassen Böden. Eine ausführliche Beschreibung von PACZOSKI

liegt aus dem Jahre 1928 vor, aber keine Untersuchung über die Dynamik (vgl. WALTER 1974).

Auf diese Dynamik wurde man bei dem 300 ha großen Urwald-Bestand Rothwald bei Lunz am See (Nieder-Österreich) aufmerksam. Der Wald liegt in 1000 m NN auf Dachsteindolomit in einem Gebirgsbecken, das nur kurze Zeit im Sommer leicht zugänglich ist und deshalb forstlich bis heute nicht genutzt wurde und immer nur Jagdzwecken diente (ZUKRIGL et al. 1963).

Es handelt sich um einen Buchen-Tannen-Fichten-Mischwald, wobei die Fichte vor allem auf modernden, toten, am Boden liegenden Baumstämmen keimt, die ein ihr zusagendes saures Keimbett bilden. Die Fichtenstreu bildet lokal sauren Boden mit Moderansammlung, während sonst auf dem Kalkgestein Mullboden überwiegt. Der Unterwuchs weist entsprechend ein Mikromosaik auf aus Arten des Tannen-Buchenwaldes und solchen des heidelbeerreichen Fichtenwaldes, wobei die Wurzeln der einzelnen Baumarten unter den Grenzen der Mosaikeinheiten hinweggehen, so daß eine Unterscheidung von verschiedenen Waldgesellschaften nicht mehr möglich ist. Außerdem unterliegt das Mikromosaik einer ständigen Veränderung: Unter Kronenlücken mit Schneeansammlungen wird die Aperozeit stark verkürzt, und es siedeln sich Arten des sauren Bodens an (*Vaccinium*, *Lycopodium*, *Blechnum*); schließt sich mit der Zeit diese Lücke, dann werden sie wieder von anderen verdrängt.

Auch die Moderböden von zerfallenden Baumstämmen oder von Fichtenstreuansammlungen unterliegen der Tätigkeit von Bodenorganismen (Regenwürmer u. a.) und werden in Mullböden übergeführt, was eine Änderung der Krautschicht bedingt. Außer dieser Mikrodynamik läßt sich aber auch eine Makrodynamik der Baumschicht beobachten, die aus einem Zyklus mit mehreren Phasen besteht:

Das hervorstechendste Merkmal des Urwalds sind die vielen toten Baumstämme am Boden in verschiedenen Stadien der Verwesung und der stark wechselnde Aufbau der Baumschicht, die Altersunterschiede der einzelnen Bäume von über 300 Jahren. Die Verjüngung ist gut, aber die Struktur des Waldes wechselnd. Man findet dichte und mehr aufgelockerte plenter- oder femelartige und nur selten gleichmäßig geschlossene Bestände nebeneinander, je nachdem es sich um Verjüngungs-, Optimal- oder Alterungsphasen handelt (Abb. 71–75). Die

Verjüngungsphase zeigt einen femelschlagartigen Aufbau mit horstweise verteiltem Jungwuchs an Windwurfstellen der Fichte, sowie der Tanne, die in dem flachgründigen Boden nicht tiefer als die Fichte wurzelt. Die Buche gehört mehr zum Unterholz, überwiegt mit 58 % mas-

senanteilmäßig, während auf Tanne und Fichte je 21 % entfallen. Stärker aufgelichtet ist der Bestand von Abb. 72 mit alten und jungen Windwürfen; die Buche dominiert im Jungwuchs. Die plenterartige nächste Phase weist besonders große Altersunterschiede auf. Die



Abb. 71: Verjüngungsphase des Urwaldes im Anfangsstadium.



Abb. 72: Weiter fortgeschrittene Jugendphase des Urwaldes.

Abb. 71–75: Aufbau der verschiedenen Phasen eines primären Urwaldes, des Rothwalds bei Lunz am See (Nieder-Österreich) in 1000 m NN (nach ZUKRIGL et al. 1963, aus WALTER 1976).

Massenanteile sind: Buche 39 %, Tanne 34 % und Fichte 27 % (Abb. 73).

Die Abb. 74 zeigt die seltene Form des Schichtschlußbestandes mit überwiegendem Nadelholz und fast fehlendem Unterwuchs; die Massenanteile für Buche sind 26 %, für Fichte 36 % und für Tanne 38 %. Auf der darauffolgen-

den Abb. 75 ist die durch Überalterung bedingte Zerfallsphase dargestellt mit viel stehendem und liegendem Totholz und z. T. größeren Lücken mit aufkommendem Jungwuchs. Die Buche hat mit 67 % jetzt den stärksten Massenanteil, während auf die Tanne 18 % und auf die Fichte 15 % entfallen.

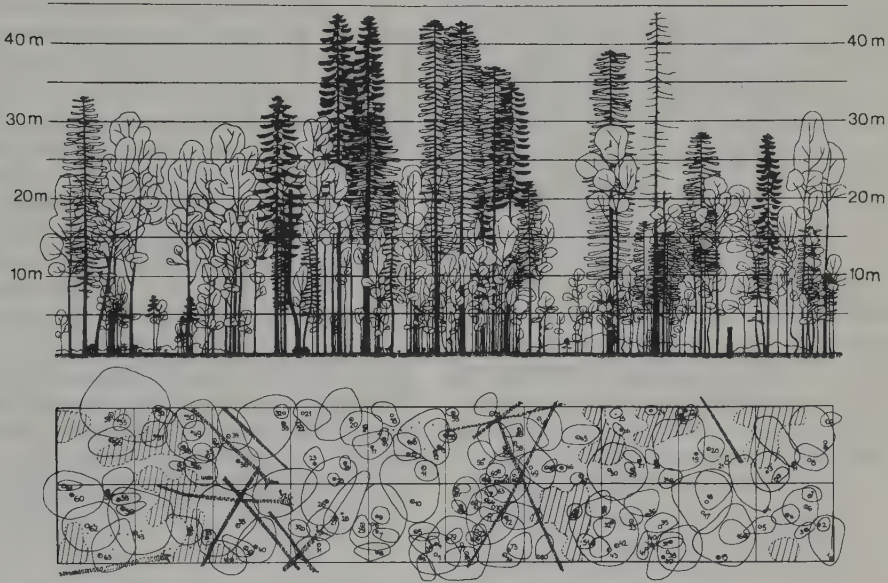


Abb. 73: Plenterartige Phase (Verjüngungsabschluß) des Urwalds.

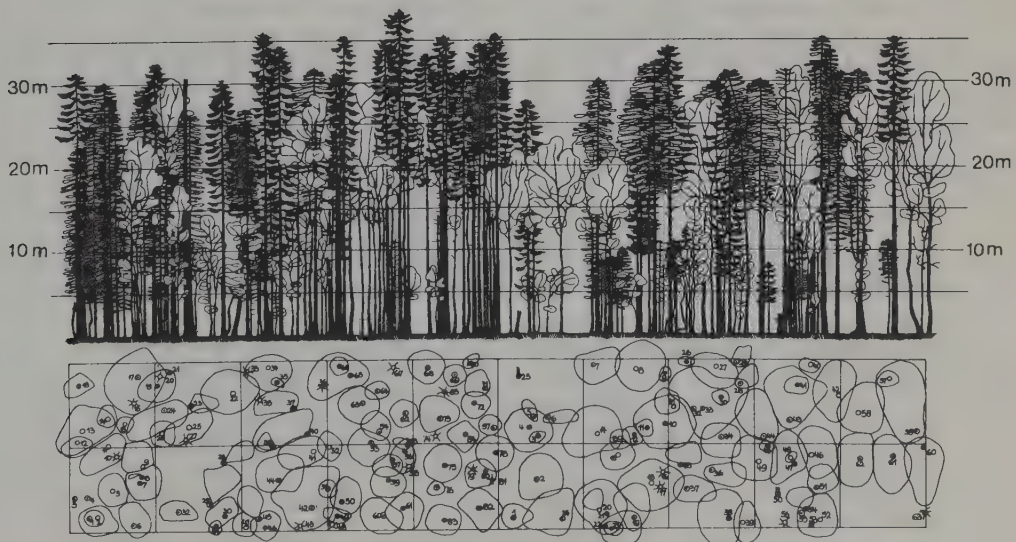


Abb. 74: Optimalphase (mit Schichtschlußbestand) des Urwalds.

Wie man sich den Verlauf des Zyklus mit verschiedenen Abweichungen vorstellen muß, zeigt das Schema auf Seite 135.

Eine gewisse Gefahr für diesen Urwald bildet der überhöhte Rotwildbestand, vor allem der Tannenzunwuchs leidet unter dem starken Wildverbiss. Darauf machen MAYER et al. (1980) aufmerksam, die verschiedene Wälder und auch das 19200 ha große Urwaldreservat Corkova Uvada bei den Plitvicer Seen (Kroatien) in 850–1000 m NN untersuchten. Die 38 ha große Kernzone des Urwalds liegt an einem windgeschützten Osthang auf verkarstetem Kalk-Dolomit. Die Zusammensetzung des Baumbestandes ist dieselbe wie beim Rothwald, aber der Wildbestand wird durch Wölfe im Winter reguliert, so daß er etwa 5mal geringer ist. Keine Baumart ist hier durch Verbiss gefährdet. Aber durch den stärker werdenden Touristenstrom im benachbarten Seengebiet ziehen sich die Raubtiere in die unzugänglichen höheren Zonen zurück, so daß sich der Rotwildbestand auch hier erhöht. Das zeigt, wie schwer es ist, Urwaldbestände unverändert zu erhalten.

Diese in Europa gemachten Feststellungen stimmen mit den Angaben von KRAUKLIS (1975) aus Sibirien überein. Auf Eu-Klimatopen in 400–450 m NN bleibt die Schneedecke 6 Monate liegen, warm sind nur 1½–2 Monate. Die Urwaldbestände der dunklen Taiga beste-

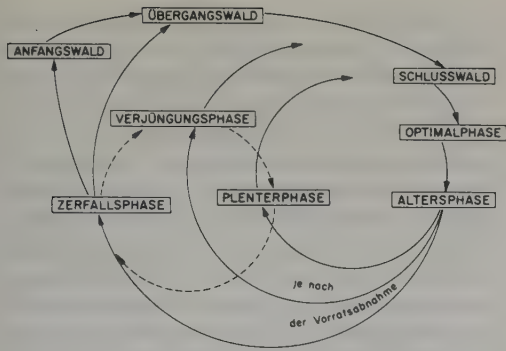
hen aus *Abies sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica* und *Larix sibirica*. Die Bäume werden 25 m hoch, ihre Phytomasse beträgt 200 t. ha⁻¹. Die Bestände weisen ebenfalls zyklische Phasen auf: Eine aktivierte mit positivem Phytomassezuwachs (= Verjüngungs- und Jugendphase), eine normale (Optimalphase) und eine stagnierende mit Abnahme der Phytomasse (Alters- und Zerfallsphase).

Die große Heterogenität der Urwälder, die durch Brand- und Sturmschadenflächen noch erhöht wird, sowie die große Masse des stehenden und liegenden toten Holzes schafft so viele verschiedene Biotope und kleinere Nischen, daß sich eine große Zahl von Höheren Pflanzen, aber auch Pilzen entfalten kann, was ein artenreiches Tierleben (Wirbeltiere, Arthropoden u. a.) ermöglicht. Demgegenüber ist der homogene Wirtschaftswald eintönig und öde.

Bestimmte zyklische Stadien fand MUELLER-DOMBOIS (1981) auch bei *Metrosideros polymorpha*-Wäldern auf Hawaii. Sonst ist über die Dynamik der tropischen Urwälder wenig bekannt. Großflächige Phasen, die zu einem Entwicklungszyklus gehören, lassen sich nicht beobachten, wohl aber eine zyklische Dynamik auf kleineren Flächen. Auf diese Mosaikstruktur der



Abb. 75: Alterungsphase mit Zerfallserscheinungen des Urwalds.



z. B. bei der Dreifelderwirtschaft, sowie bei der Egertwirtschaft mit 2 Jahren Getreideanbau und vier Jahren Grünland u. a.

Der zyklische Ablauf dürfte für alles Leben, auch des Menschen, die normale Dynamik sein. Nur die Technik versucht sie möglichst auszuschalten, was zu einer erschreckenden Uniformierung der Erde führt.

7.3 Vegetation der periglazialen Zone im Spätpleistozän

7.3.1 Beziehungen zwischen Steppen- und Tundraarten

Die tatsächlich im Laufe der Erdgeschichte stattgefundenen Veränderungen der Pflanzendecke, die aber keine Sukzession im Sinne von CLEMENTS waren, sondern durch Änderungen des Klimas bedingt wurden, lassen sich für die älteren Epochen auf Grund von Fossilfunden nur in ganz groben Zügen rekonstruieren (MÄGDEFRAU 1968).

Mit etwas größerer Genauigkeit kann man jedoch auf Grund der Pollenanalyse und der zahlreichen pflanzlichen und tierischen Fossilfunde die Vegetationsabfolgen für die Zeit seit der letzten Vereisung auf der Nordhemisphäre feststellen. Dabei haben die neueren in Ostsibirien durchgeführten Untersuchungen zu Erkenntnissen geführt, nach denen die heutige arktische Tundravegetation wohl erst in der Postglazialzeit entstand.

Das Tundra-Klima ist sehr humid (vgl. Bd. 3 ZB IX). Zwar sind die Niederschläge, die zum größten Teil als Schnee fallen, nicht hoch, aber die potentielle Verdunstung ist noch geringer und der nur oberflächlich im kurzen Sommer auftauende Permafrostboden neigt zur Versumpfung.

Nur in Ostsibirien herrscht ein extrem kontinentales, kaltes Klima um den Kältepol der Nordhemisphäre herum, bei Verchojansk – Omjakon mit absoluten Minima von fast 70°C und absoluten Maxima bis +34°C. Ein ähnliches, nicht ganz so extremes, Gebiet findet man in Alaska bei Fort Yukon (Abb. 76).

Vieles spricht dafür, daß während der letzten Glazialzeit des Pleistozäns (Würmkaltzeit der Alpen, Weichsel-Kaltzeit Nordwesteuropas, Waldai-Kaltzeit Osteuropas, Wisconsin-Kaltzeit Nordamerikas) das Klima im periglazialen

Tropenwälder hat bereits AUBREVILLE (1938) hingewiesen.

Bei den oft auftretenden starken Gewittern in den Tropen sind Blitzeinschläge häufig. Sie führen jedoch nicht zu Waldbränden, sondern verursachen nur größere Löcher von bis zu 100 m Durchmesser im Kronendach, die vom Flugzeug aus erkennbar sind, denn es wird nicht nur der unmittelbar vom Blitz getroffene Baum getötet, sondern auch die um ihn herumstehenden Bäume. Auf der entsprechenden Fläche läuft dann eine Sekundärsukzession ab.

Große Störflächen entstehen nur dort, wo Orkane durchziehen und auf ihrem Wege den Wald völlig vernichten (vgl. Band 2, Zonobiom I).

Eine zyklische Dynamik scheint nach neueren Untersuchungen für die meisten Lebensgemeinschaften typisch zu sein. Wir werden solche in Band 2 bei den Savannen, den Steppen und in der Tundra kennenlernen. Selbst für einfache *Arthrocnemum indicum*-Bestände auf Salzboden gibt PEMADASSA (1981) einen Zyklus an:

Arthrocnemum ist eine Pionierart auf extrem salzigen Böden, sie bildet niederliegende Sprosse, von denen aufrechte, an *Salicornia* erinnernde abgehen, um die herum angewehter Sand mit organischem Material abgelagert wird, so daß sich kleine Haufendünen um jede Pflanze bilden. Dieser Sand ist kaum salzig und reichert Regenwasser an, so daß sich auf den winzigen Dünen das Gras *Cynodon dactylon* ansiedelt, was zu einem beschleunigten Absterben der alternenden *Arthrocnemum*-Pflanzen führt. Da jedoch *Cynodon* den Sand nicht zusammenhält, verschwindet die Düne durch Winderosion und auf den entblößten Sandböden siedeln sich erneut *Arthrocnemum*-Jungpflanzen an und bilden wieder Dünen.

Zyklen wiesen auch die früheren Kulturflächen des noch naturnahen Menschen auf, wie

Gebiet um die große Eiskappe herum noch kontinentaler war.

Es ist sehr auffallend, daß im extrem kontinentalen Klima des Zonobioms VII im Gebirge die Waldhöhenstufe ausfällt und die Gebirgssteppen ohne scharfe Grenze in die alpine Stufe übergehen, z. B. im Tjenschan (WALTER 1975). Die Steppen reichen bis zu einer Höhe von fast 3000 m NN hinauf, wo den Steppenelementen noch eine Vegetationszeit von fast 4 Monaten mit heißen Sommern zur Verfügung steht. Ihnen sind dort schon einige alpine Elemente beigemischt, die in noch höheren Lagen infolge der Verkürzung der Vegetationszeit schließlich die Steppenelemente völlig verdrängen.

Ganz ähnliche Beziehungen bemerkt man zwischen den Steppen- und den Tundraelementen in dem extrem kontinentalen boreal-arktischen Zonobiom VIII–IX Ostsibiriens, wo die Waldzone oft kaum ausgebildet ist.

Wenn man sich die Klimadiagramme auf Abb. 76 von Omjakon im Jana-Becken (61–67° N) ansieht, so erkennt man, daß dort im Sommer die Tagesmittel etwa 3 Monate lang 10°C übersteigen und im Juli fast 20°C erreichen. Die Temperatursumme der Tage mit >10°C beträgt in Verchojansk 1084°C, die Sonnenscheindauer im Juli 310 Stunden (YURZEV 1981). Zugleich macht sich im Mai–August eine Trockenzeit und im Mittsommer sogar eine zweimonatige Dürrezeit bemerkbar. Das Klima ist deutlich semiarid, was durch das Auftreten von verbrackten Böden in abflußlosen Senken bewiesen wird. Auf diesen wachsen Soda-Anzeiger wie *Puccinellia tenuiflora* und *Hordeum brevisubulatum*, bei starker Versalzung sogar *Atriplex litoralis*, *Salicornia europaea* und *Spergularia marina* (vgl. WALTER 1974, S. 89–90). Wenn trotzdem in diesem Gebiet Wälder der lichten Taiga mit *Larix dahurica* und *Pinus*

sylvestris vorherrschen, so ist das auf den Permafrostboden zurückzuführen: Im trockenen Frühjahr werden die Bäume durch das im Boden immer tiefer auftauende Eis mit Wasser versorgt und später durch Regen, die ein Maximum im Spätsommer aufweisen. Infolgedessen wird eine lichte Bewaldung selbst bei einem Jahresniederschlag von unter 200 mm ermöglicht. Aber es handelt sich um Steppenwälder auf Solodböden (vgl. S. 39) mit einem Aufbraunungshorizont in nur 20–40 cm Tiefe und mit einem steppenartigen Unterwuchs aus *Artemisia laciniata*, *Lathyrus humilis*, *Vicia amoena*, *Pulsatilla multifida*, *Geranium jakutense*, *Pyrola incarnata* und dem typischen Steppenstrauch *Spiraea media*. Dazwischen findet man baumfreie Stellen mit solonzierten Böden (Tscharny) und einer Wiesensteppen-Vegetation mit *Koeleria gracilis*, *Poa botryoides*, *Leontopodium sibiricum*, *Artemisia commutata*, *Galium verum*, *Veronica incana* u. a.).

Ähnliche Steppenwälder kommen sogar im humiden borealen Gebiet bei Archangelsk am Weißen Meer auf verkarstem Kalkgestein am Mittellauf der Pinega (64–65° N) vor. SABUROV (1972) führt von dort Lärchen- und Kiefernbestände an mit einem Unterwuchs aus *Pulsatilla patens*, *Thymus serpyllum*, *Astragalus danicus*, *Dianthus deltoides* u. a. oder aus *Atrage-ne sibirica*, *Cypripedium calceolus*, *Anemone sylvestris* u. a., die Reliktcharakter haben (vgl. WALTER 1974, S. 68).

Als periglaziale Relikte gelten auch bestimmte Arten auf den Kreidehängen der mittlerrussischen Erhebung, die im Pleistozän nicht vereist war. Als Charakterart der periglazialen Steppen in diesem Gebiet gilt *Carex humilis*, ein Relikt, das man auch in Mitteleuropa zerstreut auf trockenen Kalk- und Lösshängen findet. Zu den periglazialen Steppenrelikten auf den leicht verwitterten Kreidehängen am Oskol bei Kursk werden gerechnet: *Daphne julia* (aff. *D. cneorum*), *Androsace villosa*, *Bupleurum ranunculoides*, *Potentilla tanaitica*, *Schivereckia podolica*, *Scutellaria verna* (= *S. alpina* var. *lupulina*) und *Chrysanthemum arcticum* ssp. *alaunicum* (vgl. WALTER 1974, S. 117).

Sehr bemerkenswert ist jedoch, daß nach den neueren floristischen Untersuchungen, die YURZEV (1981) zusammengefaßt hat, richtige Steppeninseln im kalten ostsibirischen Raum weit verbreitet sind und man Relikte von Steppenarten sogar noch auf der Insel Wrangel (71° N) findet (Abb. 77).

Ebenso wie in den extrem kontinentalen Gebirgen Mittelasiens die Steppenvegetation hoch hinauf reicht und bei Fehlen einer Waldstufe sich direkt mit der alpinen Vegetation mischt,

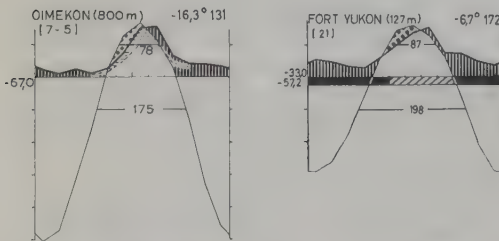


Abb. 76: Klimadiagramme der kältesten kontinentalen Gebiete: Omjakon = Oimekon in Ostsibirien und Fort Yukon in Inner-Alaska (aus WALTER 1974).

bis sie von dieser verdrängt wird, kann man im extrem kontinentalen Ostsibirien feststellen, daß auf günstigen Biotopen Steppen sich im Tal der mittleren Indigirka, also um den Polarkreis, über 30 km erstrecken. Sie werden sogar im Kolyma- und Anadyr-Gebiet namentlich in ariden Gebirgsbecken gefunden. Noch weiter nach Norden kommen die Steppenarten dagegen nur mosaikartig mit Tundra-Arten gemischt vor, die auf ungünstigen Biotopen allein die Vegetation bilden.

Das Vorkommen dieser Steppeninseln hängt nicht von der Breitenlage ab, sondern von der lokalen Wärme und Trockenheit der Standorte in den intermontanen Tälern und Becken, wobei es auf die besonders hohen Tagestemperaturen im Sommer ankommt. In der Arktis werden vor allem steile Südhänge bevorzugt, auf welche die Sonnenstrahlen im Sommer um die Mittagszeit senkrecht einfallen.

Diese Steppeninseln kommen somit «extra-zonal» vor (ähnlich wie die Steppenheiden im humiden Mitteleuropa). Bei noch etwas höhe-

rer Kontinentalität würden sie sich auf weiten Flächen zonal ausbreiten. Solche Gebiete gibt es jedoch in der heutigen borealarktischen Zone nicht.

Die weite Verbreitung von Solodböden in Ostsibirien zeigt jedoch an, daß früher dort während der Glazialzeit im Pleistozän ein noch extremer kontinentales Klima herrschte mit Solonetzböden. Wir können deshalb annehmen, daß *damals die Steppen «zonal» verbreitet waren, nicht nur in Ostsibirien, sondern in der ganzen heutigen Zone südlich des früher vereisten Gebiets.*

Bei YURZEV (1981) findet man lange Listen von diesen Steppenarten Jakutiens in Ostsibirien, von denen wir nur einige, vor allem die dominanten Arten hier anführen (vgl. auch WALTER 1974):

Mikrotherme Xerophyten: *Ephedra monosperma*, *Stipa krylovii*, *Koeleria cristata*, *Poa botryoides*, *Festuca kolymensis*, *F. lenensis*, *Agropyron (Elytrigia) cristatum*, *A. jacutensis*, *Psathyrostachys (Hordeum) juncea*, *Carex duriuscula*,



Abb. 77: Verbreitung von Steppen- und Tundrasteppen-Gemeinschaften in NE-Asien: a = Gebiete, in denen Steppengemeinschaften mehr oder weniger regelmäßig in den nördlichen Taiga-Landschaften vorkommen; b = Gegenden, in denen man nur Tundrasteppen-Gemeinschaften festgestellt hat; c = Gegenden mit Auftreten von beiden; d = nördliche Waldgrenze; e = Gebietsgrenze des nordöstlichsten Asien (nach YURTSEV 1972).

Arenaria meyeri, *Potentilla nudicaulis*, *Chamaerhodos grandiflora* (Rosaceae), *Eritrichium sericeum* (Boraginaceae), *Artemisia frigida* u. a.

Endemische Arten: *Helictotrichon* (*Avena*) *krylovii*, *Astragalus* spp., *Oxytropis* spp. u. a.

Dazu kommen mikrotherme Wiesen-Steppenarten: *Selaginella sibirica*, die offene Stellen zwischen anderen Arten ausfüllt, *Bromus pum-pallianus*, *Pulsatilla flavescens*, *P. multifida*, *Draba* spp., *Potentilla arenosa* u. a., *Linum perenne*, *Viola* spp., *Veronica incana*, *Scutellaria scordifolia*, *Galium verum*, *Leontopodium campestre*, *Aster alpinus* (für sibirische Steppen typisch), *Serratula marginata* und viele *Artemisia* spp.

Auf steinigten Böden findet man Arten von *Dracocephalum*, *Thymus* und *Artemisia*, aber auch *Gypsophila marginata* und *Orostachys spinosa* (Crassulaceae).

Sehr viele von den genannten Arten kommen noch auf der Insel Wrangel vor, aber nicht in Steppengemeinschaften, sondern gemischt mit typischen Tundra-Arten wie *Dryas*, *Kobresia myosuroides*, *Carex* spp. u. a. vor allem auf Kalkgestein.

YURZEV bringt auch auf 20 Arealkärtchen die Verbreitung von Arten der Gattungen *Oxytropis*, *Carex*, *Erigeron*, *Smelovskia*, *Alyssum*, *Phlox*, *Chamaerhodos*, *Festuca*, *Agropyron*, *Plantago*, *Arabidopsis*, die sowohl im kontinentalen Ostsibirien, als auch im fast ebenso kalt kontinentalen Yukon-Gebiet NW-Nordamerikas vorkommen oder dort durch vikariierende Species bzw. Subspecies vertreten sind. Das beweist, daß zwischen diesen Gebieten ein intensiver Artaustausch stattgefunden hat und zwar im Pleistozän während den Glazialzeiten, als der Meeresspiegel tiefer stand und das Festland Beringia die beiden Kontinente direkt verband, so daß auch der primitive Mensch von Asien nach Amerika einwandern konnte.

7.3.2 Periglaziale Steppen des Spätglazials

Nach VELICHKO (1973) zeichnete sich die Sartangsche Zeit in Sibirien (= Spätwürm in Europa = Wisconsin in Nordamerika) infolge der Vereisung der nördlichen Meere durch ein besonders kontinentales Klima aus, so daß es zur Ausbildung einer transkontinentalen einheitlichen arktischen Steppe kam, die auch die Niederungen von Jakutien und Chukotka in Nord-sibirien miteinschloß. Als Beweis dafür dienen die neueren geologischen Untersuchungen der

«Yedoma»-Bildungen, die Eislöß-Ablagerungen auf den dortigen Erhebungen darstellen; sie enthalten besonders viele Fossilreste von Mammut, Bison, Moschusochsen, Pferden u. a. Diese Yedoma-Bildungen, die heute stark vernäht sind, wurden bisher falsch als alluviale Seena-blagerungen gedeutet. Wie jedoch TOMIRDIA-RO (1977) ausführte, hat sich die zuerst von SHILO (1964) geäußerte Ansicht bestätigt, daß diese Eislöße der Yedome den typischen periglazialen äolischen Lößen Europas entsprechen. Sie wurden während des kalten und trockenen Spätpleistozäns auf verschiedenartigen Reliefelementen abgelagert und zeichnen sich durch das Vorherrschen der für die Löße typischen Schlufffraktion von 0,05–0,01 mm aus, selbst bei einer Mächtigkeit der Ablagerung von 30–40 m. Es fehlen ihnen jegliche Fisch- oder Krebsreste, während Fossilien der Steppenfauna besonders zahlreich sind. Bei einer ausgeprägten vertikalen, durch die Wurzelgänge krautiger Pflanzen bedingten Struktur fehlen Holzreste völlig. Auch die typische Säulenstruktur der Löße ist sehr ausgeprägt, ebenso wie der gegenüber den alluvialen Ablagerungen 4–5mal höhere Salzgehalt.

Die Pollenanalyse ergab ein absolutes Vorherrschen der Gras- und Krautpollenkörner bei fast ganz fehlenden Baumpollen, selbst in den Schichten, in denen besonders häufig faserige Eislinsen vorkommen. Diese scheinen einer im Sommer starken Austrocknung der sich ablagernden Löße zu widersprechen, doch hat es sich herausgestellt, daß dieses Eis sich ursprünglich als Reif aus der in die Trockenrisse der kalten Bodenschichten eindringenden Luft gebildet hatte, was durch den 8–10 %-igen Luftgehalt des abgelagerten Eises bestätigt wird. Im westlichen Eurasien verschwand dieses Eis nach dem Auftauen des Permafrostbodens, der Boden senkte sich und es bildeten sich die «Pods» im Steppengebiet. Im kalten Nordostsibirien blieb dagegen das Eis im Permafrostboden bis heute erhalten.

Alle diese Tatsachen beweisen somit, daß während des Spätpleistozäns zirkumpolar von Alaska über Nordamerika und Europa bis Ostsibirien eine sehr einheitliche Lößlandschaft mit einer Steppenvegetation und entsprechend reicher Steppenfauna aus Großwildarten herrschte. Humider und wärmer war das Klima erst sehr viel südlicher (vgl. AGACHAN-JANZ 1980).

Selbst solche Arten wie die Saiga-Antilope

und der Yak konnten über die Beringbrücke nach Alaska vordringen. Das Vorkommen dieser Antilope in Jakutien während der Glazialzeit ist ein Beweis, daß die Schneedecke nur sehr kümmerlich war und die Pflanzendecke keine Tundra, sondern als eine trockene Steppe aufzufassen ist. Es gelang, krautige Pflanzenreste aus den Eis-Lößen nach der ^{14}C -Methode zu datieren. Diese, aus einer Tiefe von 15,5 m, ergaben ein Alter von $23\,360 \pm 720$ Jahren, dagegen aus nur 2 m Tiefe ein solches von $11\,500 \pm 210$ Jahren.

Ebenso sind die Mammutfossilien am Fluß Berelech (Nebenfluß der Indigirka) nur 12 000 Jahre alt. Mit Beginn der Postglazialzeit trat dann ein Klimaumschwung ein, das Eismeer taute auf und der Golfstrom setzte ein, das Klima wurde humider. An Stelle der Steppen entwickelte sich die Tundra und in Jakutien machten sich Thermo-Karsterscheinungen bemerkbar: Es bildete sich die heutige «Alassy»-Landschaft mit abflußlosen oder halbabflußlosen Senken mit solonzierten Böden und kleinen Restseen (vgl. WALTER 1974, S. 90). Gleichzeitig drang die lichte Taiga vor und von den Steppen blieben nur auf günstigen trockenen Biotopen Relikt-Komplexe übrig. Dieser plötzliche Klimaumschwung am Ende des Glazials war wohl die Hauptursache des Aussterbens der glazialen Großwildfauna, (vor allem der Mammute), die an schneearme Winter mit trockenen Sommern und einer Steppenvegetation für ihre Ernährung gebunden war. Zwar hätte diese Fauna, wie wohl früher in Interglazialzeiten weiter südlich z. B. in den ähnlichen heutigen Transbaikal-Steppen überleben können, doch traf sie dort in der Postglazialzeit auf die berittenen, jagenden Nomaden, und wurde von diesen vernichtet. Zu denselben Schlußfolgerungen gelangt auch KVASOV (1977).

Der Versuch einer Rekonstruktion der ökologischen Verhältnisse im Spätglazial auf der Nordhemisphäre ergibt folgendes:

Damals war der Meeresspiegel stark abgesunken, Nordamerika war mit einer breiten Landzone «Beringia» (das heutige Bering-Meer) mit Ostsibirien verbunden und in Sibirien reichte das Festland bis über die nordsibirischen Inseln hinaus nach Norden. Nach VIGDORCHIK (1980) war der arktische Ozean durch Barrieren im Bereich Grönland – Island – Färöer – Schottland vollkommen vom Atlantischen Ozean isoliert. Die polare Eiskappe erreichte eine Mächtigkeit bis zu 3 Kilometern.

Die von der Eiskappe vor allem im Sommer wehenden Winde waren als Föhn trocken und warm, wie es in den arktischen Steppen von Nordgrönland in den Trogtälern am Hekla-Sund (80°N) und am Ingolfs-Fjord ($80^\circ 30' \text{N}$) heute noch der Fall ist (vgl. WALTER 1968, S. 542–544). Dort bedingen die hohen Sommertemperaturen und die Trockenheit, daß in den oberen Bodenschichten Permafrost fehlt und die Pflanzen kräftige, bis ein Meter tiefgehende Pfahlwurzeln entwickeln. Es treten Böden mit alkalischer Reaktion und Salzausblühungen sowie Halophyten auf.

Auch auf den Hochflächen von Pamir in 4000 m Höhe sind die Böden im allgemeinen nicht gefroren, weil sie zu trocken sind. Permafrost ist nur lokal in Tal- und Kessellagen vorhanden, wo die Böden durch zufließendes Wasser naß sind (SVESHNIKOVA 1962, vgl. WALTER 1968 S. 809–824). In diesem Falle handelt es sich schon um Halbwüstenverhältnisse.

Das Klima der zonalen arktischen Steppen der Glazialzeit müssen wir uns folgendermaßen vorstellen: Die über das Festland wehenden östlichen Winde mit Föhncharakter waren trocken und führten in den Steppen zu mächtigen Lößablagerungen. Es gelang FRENZEL (1964) aus solchen Lößen Niederösterreichs Pollenkörner zu isolieren, die zeigten, daß die damalige Vegetation nicht der heutigen arktischen Vegetation entsprach, sondern eine kräuterreiche Steppe war.

Die Nahrungsreste am Gebiß des Wollhaarigen Nashorns aus der letzten Glazialzeit im Gebiet von Verchojansk ($68^\circ 30' \text{N}$) ergaben ein Pollenspektrum mit 69 % Gramineenpollen und 17 % *Artemisia*-Pollen, dazu andere Kräuterpollen. Der Körperbau des Nashorns und die breite Oberlippe entspricht dem des afrikanischen Nashorns *Ceratotherium simum*, das sich von Gräsern und Kräutern ernährt und weniger dem der anderen, die Gebüschnahrung bevorzugen und eine spitze Oberlippe besitzen, mit der sie Zweige abreißen.

Das immer wieder festgestellte Vorkommen von *Artemisia*- und *Ephedra*-Pollen in den Pollenspektren der Glazialzeit spricht dafür, daß die heutigen Steppeninseln in dem nicht vereist gewesen Ostsibirien tatsächlich Relikte der damaligen Steppen sind. Auch die Fossilfunde von typischen Steppennagetieren, wie *Citellus suslicus*, *Marmota* spp. u. a. bestätigen den Steppencharakter der damaligen zonalen Vegetation (vgl. WALTER und STRAKA 1970).

Die Temperaturverhältnisse dürften im Sommer noch etwas günstiger gewesen sein als heute in Ostsibirien (Abb. 76). Die Niederschläge fielen wohl mehr im Frühjahr, wenn der Wassergehalt der Luft durch die Verdunstung von dem durch tauenden Schnee benetzten Boden hoch war. Am Ende der Vegetationszeit von 3–4 Monaten (in hohen Breiten mit hellen Nächten auch etwas kürzer) dürfte die Steppenvegetation die Wasservorräte im Boden verbraucht haben, was Baumwuchs ausschloß. Die Böden waren somit so trocken, daß sie nicht gefrieren konnten, was zur Folge hatte, daß sie sich im Frühjahr infolge der geringen Wärmekapazität rasch und bis in größere Tiefe erwärmten und dadurch das Austreiben der Steppenpflanzen begünstigten. Die Evapotranspiration übertraf die Jahresniederschläge, d. h. das Klima dürfte semiarid gewesen sein. Die langen Winter ähnelten wohl denen in Ostsibirien, sie waren klar und sehr kalt sowie sehr schneearm.

Sicher waren jedoch in dieses Zonobiom *größere und kleinere Pedobiomflächen*, d. h. azonale Böden, mit nassen Permafrostböden eingestreut, die sich langsam erwärmten, was die Vegetationszeit lokal stark verkürzte. Auf solchen Flächen wuchs eine Tundravegetation, deren absterbende Teile in die Seen gelangten und die reiche fossile Flora der Dryastone mit Blättern der Zwergbirke und Kriechweiden bildeten. Diese damalige azonale Vegetation entspricht der heutigen Tundraflora weitgehend, sagt aber über das damalige Klima wenig aus. *Da im Gegensatz dazu von der Steppenvegetation keine Reste erhalten bleiben, wird ein Tundracharakter der damaligen zonalen Vegetation nur vorge-täuscht.* Auf diesen nassen Pedobiomen könnten in südlicheren Breiten auch Bäume gewachsen sein, vor allem die Lärche (*Larix*) und die Kiefer (*Pinus*). Die Lärche läßt sich pollenanalytisch nicht nachweisen. *Pinus*-Pollen ist dagegen in den glazialen Pollenspektren in geringer Zahl stets vorhanden. Das eigentliche Waldgebiet war wohl sehr weit nach Süden zurückgedrängt in Gebiete mit bereits humidem Klima südlich des Mittelmeers. Zu diesem Schluß sind auch die Palynologen gekommen (BEUG 1977).

KRAUSE (1978) hat sich sehr eingehend mit den Mammutfunden in den heutigen arktischen Gebieten beschäftigt und mit Recht betont, daß die heutigen arktischen Tundren und die benachbarte dunkle Taiga den großen damaligen Herden nicht genügend Nahrung bot. Das gilt auch für die anderen Großhuftiere, wie Woll-

haariges Nashorn, Bison, Pferde u. a. Die Theorie der periglazialen Steppen im Glazial dürfte dieses Problem lösen. Auch die Ernährung dieser Tiere während des langen Winters war möglich, denn die oberirdischen Teile der Steppenpflanzen, die im Herbst durch die ersten Fröste abgetötet wurden, behielten noch einen gewissen Nährwert und konnten bei der fast fehlenden Schneedecke im Winter abgeweidet werden.

Die Primärproduktion der Steppenkomplex-Relikte im heutigen kalt-kontinentalen NE-Jakutien (Ostsibirien) mit vorherrschender *Koeleria* beträgt $0,2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ an Trockensubstanz und $0,4 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ bei den krautreichen *Festuca-Carex*-Steppen der unteren Gebirgshänge (aus YURZEV 1981, nach SKRJABIN und KONOROVSKI 1975). GALAKTONOVA et al. (1975) bestimmten die stehende grüne Phytomasse der Grassteppe mit *Carex duriuscula* Mitte Juli im Tale des Sartang zu $1,22 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ und bei der *Poa-Festuca*-Gebirgssteppe daselbst zu $0,75 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ (ebenfalls aus YURZEV 1981). Doch schwankt die Produktivität von Jahr zu Jahr sehr stark.

An den Südhängen beginnt die Vegetationszeit Anfang Mai. Mitte Mai färben die blühenden Pflanzen die Hänge gelb, in der zweiten Junihälfte sind die Steppen durch die heranwachsenden Blätter grün. Die *Carex*-Arten blühen Anfang Juni, die Steppengräser Ende Juni, *Koeleria* und *Agropyron* erst Anfang Juli. Ende Juli vertrocknen die Gräser, aber es blühen die Lippenblütler und die Artemisien, während die anderen Arten fruchten und sich aussamen, was bei den Spätblühern erst im Frühjahr der Fall ist. Nach der Sommerhitze können die Gräser Anfang August z. T. wieder etwas austreiben.

Die Produktion dieser Steppen entspricht damit den Weideerträgen von Steppen auf Eu-Klimatopen der kalten Hochflächen Pamirs, für die AGACHANJANZ (nach WALTER 1982) folgende Zahlen angibt:

1. Montane Steppen Westpamirs in 3500–4200 m Höhe, Heuerträge (lufttrocken) gleich $410 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$.
2. Montane Steppen Ostpamirs auf kleinen Flächen in 4600–4800 m Höhe, desgleichen Heuerträge gleich $300 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$.

Als dann im Spätglazial der erwähnte plötzliche Klimawechsel eintrat, das Klima humid wurde und die Tundra die Steppe ganz verdrängte, verloren die Mammutherden ihre Ernährungsgrundlage und das Aussterben begann. Wahrscheinlich wurden große Herden

von Überschwemmungskatastrophen über-
rascht und mit Sand überdeckt. Die Leichen
gerieten in den Permafrostboden und blieben
bis zur Gegenwart tiefgefroren konserviert oder
die Knochen wurden nach der Verwesung der
Weichteile zusammengeschwemmt. Auf diese
Weise könnte man die Entstehung der Mam-
mutfriedhöfe erklären.

Ein besonders reicher Fundort von Mammut-
knochen befindet sich am Berelekh-Flußhang
im Einzugsgebiet der Indigirka auf dem 71°
nördlicher Breite und 145° östlicher Länge in
NE-Sibirien. Man kann von einem «Mammut-
Friedhof» sprechen, denn auf einer 5 × 5 m
großen Fläche (bis zu einer Tiefe von 80 cm)
wurden 954 Mammutknochen freigelegt (47–50
Knochen pro m³). Insgesamt konnte man 1970–
71 hier 8431 Knochenteile sammeln (VEREST-
SHAGIN 1977).

Nach LOZHOKIN (1977) ist das Alter der
Weichteile dieser Mammute 13 700 ± 400 Jah-
re und entspricht damit dem Ende des Sartang-
schen Glazials. Die Pollenanalyse des die Kno-
chen enthaltenden Bodens ergab 90 % Nicht-
baumpollen und zwar bis 60 % Graspollen, bis
16 % Cyperaceenpollen, bis 21 % Caryophylla-
ceen-Pollen und bis 20 % *Artemisia*-Pollen. Un-
ter dem Baumpollen herrscht der *Salix*-Pollen
vor, was einen Übergang zu den heutigen Ver-
hältnissen andeutet. In den direkt darüberlie-
genden 10 000–11 000 Jahre alten Schichten
zeigte das Pollenspektrum schon die heutigen
Verhältnisse der lichten Waldtundra an mit ei-
nem bereits humiden Klima.

1977 wurde nördlich von Magadan in 1,8 m Tiefe
auf einer 10 m hohen Terrasse des Bachs Kirgilyakh
ein vollständig unversehrter Körper eines jungen
Mammuts gefunden (SHILO 1978). Das männliche
Tier war im Alter von 7–8 Monaten gestorben. Alle
weichen Gewebe sind stark entwässert. Im zusam-
mengedrückten Magen befanden sich einige Boden-
und krautige Pflanzenreste, während der 3,2 m lange
Abschnitt des Dünndarms leer war; im 1,4 m langen
Dickdarm befand sich eine schwarze erdige Masse,
die zu 8–10 % aus Resten von Stengeln und Wurzeln
krautiger Pflanzen bestand. Das Gesamtgewicht des
Magen- und Darminhalts betrug 3,5 kg. Der Körper
wies keinerlei mechanische Beschädigungen auf, so
daß der Tod wohl nicht durch einen Unfall erfolgte.
Vor dem Tode hat das junge Tier eine gewisse Zeit
gehungert (SHILO 1978, VERESHCHAGIN u. DUBROWO
1978).

Wir gingen auf diese Entwicklung vom Gla-
zial ins Postglazial so ausführlich ein, um darzu-

legen, daß das arktische Zonobiom IX der Tun-
dra wohl erst nach dem Pleistozän in seiner heuti-
gen Ausbildung entstand. Dasselbe gilt auch für
die im ozeanischen NW-Europa so typischen om-
brogenen Hochmoore, deren Vorkommen an ein
maritimes, feuchtes, vom Golfstrom begünstig-
tes Klima gebunden ist.

Die Moore ganz allgemein lassen am Torf-
profil sehr deutlich die Sukzessionsfolge von
einer limnischen Vegetation im Spätglazial über
eine Sumpf- und Niederungsmoorvegetation zu
einer Auenwaldvegetation oder der ombroge-
nen Hochmoorvegetation erkennen, die durch
Eingriffe des Menschen zur Verheidung führt.

In diesem Falle liegt somit ein einwandfreier
Beweis für die Vegetationsabfolge vor. Trotz-
dem darf man nicht von einer primären autoge-
nen Sukzession sprechen, weil sie in sehr hohem
Maße durch Außenfaktoren gesteuert wurde:

Vom Spätglazial bis zur Gegenwart änderte
sich das Klima sehr stark, die Verlandung der
ursprünglichen Seen hängt vor allem von der
Sedimentzufuhr durch die Zuflüsse ab. Wäh-
rend an bestimmten Stellen des Sees die Ablage-
rung sehr stark ist und die Verlandung rasch
fortschreitet, können sich an anderen Uferstel-
len, die dem Wellenschlag ausgesetzt sind, Ero-
sionserscheinungen bemerkbar machen. Auch
Landhebungen und -senkungen beeinflussen
die Verlandung und die Moorbildung. Die von
dem Gewicht der glazialen Eiskappe entlastete
Skandinavische Platte befindet sich noch im-
mer in ständiger Hebung, während sich der
südliche Teil am Südostufer der Nordsee senkt,
wodurch der Grundwasserspiegel ständig an-
steigt, was die Vermoorung begünstigt.

Nicht nur das ZB IX ist eine postpleistozäne
Neubildung. Das gilt auch, wie wir in Bd. 3
sehen werden, für das ZB IV mit mediterranem
Klimacharakter.

7.4 Die Vegetationsabfolgen im Postglazial

Vor etwa 12 000 Jahren hatte sich in Mitteleuro-
pa in dem nun humiden Klima die Tundravege-
tation auf den vom Eis befreiten Flächen ausge-
breitet und mit zunehmender Erwärmung be-
gann eine Wiederbewaldung zunächst mit Wei-
den und Kiefern während der Allerödwärme-
schwankung (10 000–9000 v. Chr.). Aber dann
wurde es wieder kühler und während der jünge-
ren subarktischen Zeit (9000–8250 v. Chr.)

herrschte wieder die Tundra vor. Bei der darauf folgenden endgültigen Erwärmung des Klimas wurde während der postglazialen Wärmezeit in Mitteleuropa eine Jahrestemperatur erreicht, die etwa 2–3°C über der heutigen lag. Die Vegetationsentwicklung in Europa während dieser Zeit konnte mit Hilfe der Pollenanalyse weitgehend aufgeklärt werden. Sie verlief im ozeanischen Westeuropa und im kontinentalen Osteuropa etwas anders als in Mitteleuropa, wo man im Tiefland nach der Weiden- und Kiefern-Zeit, eine Haselnußzeit, dann während der Wärmezeit eine Eichen-Mischwaldzeit und während der Abkühlung die Buchenzeit unterscheidet (Zusammenfassung bei WALTER-STRAKA 1970).

Diese Vegetationsabfolge können wir nicht als eine echte Sukzession bezeichnen, denn sie wurde durch die Klimaänderung gesteuert, hing außerdem von der Lage der eiszeitlichen Refugien ab, aus denen heraus die Wiedereinwanderung der Baumarten mit ihrer Begleitflora erfolgte, ebenso wie von der Geschwindigkeit, mit der sich die einzelnen Arten ausbreiteten. Es handelte sich somit um Vorgänge, die mit der Klimaxtheorie von CLEMENTS nicht zu vereinen sind.

Echte primäre Sukzessionen, die sich auf unbesiedelten Flächen ohne ausgebildeten Boden abspielen, kann man auch beobachten, wenn sich ein Gletscher zurückzieht, oder nach einem Vulkanausbruch auf von vulkanischer Asche, bzw. von Lava bedeckten Flächen, oder auf den Blockhalden, die sich nach einem großen Bergsturz bilden. Sie verlaufen meist so langsam, daß es viele Jahrhunderte dauert bis eine dem Klima entsprechende und im ökologischen Gleichgewicht mit der Umwelt stehende Pflanzendecke ausgebildet ist.

Untersuchungen der Wiederbesiedlung von Gletscherrückzugsflächen sind in den Alpen häufig durchgeführt worden. Je nach den lokalen Gegebenheiten verläuft die Vegetations- und Bodenentwicklung verschieden rasch und auf ungleiche Weise. Stets beginnt sie aber mit Pionierstadien, die an Steinschuttvegetation erinnern, auch in tieferen Lagen. Nach einiger Zeit entstehen daraus rasenähnliche Stadien, die allmählich dichter werden. In tieferen und wärmeren Lagen finden sich dann die ersten Holzgewächse ein, so daß schließlich die Entwicklung zur Bildung subalpiner Heiden und Wälder hinführt, in höheren Lagen zu alpinen Rasengesellschaften. Ältere Moränen tragen dementsprechend schon eine dichte Vegetation,

jüngere Moränen sind viel offener. Am Großen Aletschgletscher sind z. B. 4–6 Jahre nach dem Eisrückzug noch 95 % der Bodenfläche nackt, nach 85 Jahren dagegen nur noch 10 % (Abb. 78). Auf Probeflächen hat dies LÜDI (1945) anschaulich zeigen können.

Das beste Beispiel für die Wiederbesiedlung nach Vulkanausbrüchen ist immer noch die Insel Krakatau. Auf dieser zum Malayischen Archipel gehörenden Insel wurde durch den Vulkanausbruch 1883 alles Leben völlig vernichtet. Die Flora mußte von den benachbarten 19–40 km entfernten Inseln einwandern. Nach einem Jahr war die Insel noch vegetationslos, nach 3 Jahren hatten sich 26 Arten von Höheren Pflanzen angesiedelt. Die Farne überwogen, die Blütenpflanzen gehörten vorwiegend der Strandvegetation an, d. h. es handelte sich um hydrochore Arten. Die Lavafelsen waren mit blaugrünen Algen und Moosen überzogen. 1908 war die Insel bereits von einem lichten Pflanzenkleid bedeckt, doch war der vor dem Vulkanausbruch bestehende Zustand noch nicht erreicht. Nach 50 Jahren hatte sich die Insel mit einem Wald überzogen, der an einen Sekundärwald erinnerte. Dieser Zustand dürfte noch lange bestehen bleiben.

Zuerst stellten sich anemochore, durch Wind verbreitete Arten ein oder solche durch Seedrift, dann endozoochore durch Vögel verbreitete und schließlich auch durch den Menschen eingeschleppte. Von den 1934 festgestellten 271 Arten entfielen auf die oben genannten Verbreitungstypen 41 %, 28 %, 25 % und 6 %.

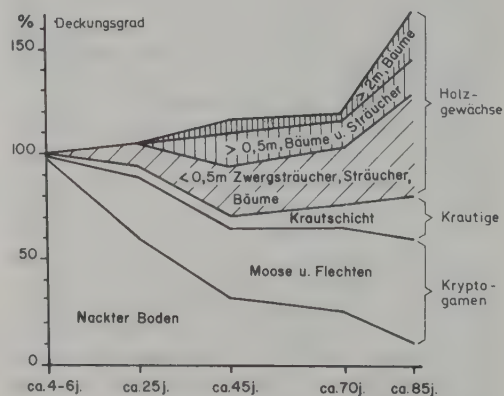


Abb. 78: Deckungsgrade der Vegetationsschichten von Probeflächen auf Seitenmoränen zunehmenden Alters am Gr. Aletschgletscher (nach LÜDI 1945, aus ELLENBERG 1982).

Eine sehr sorgfältige Untersuchung über die Erstbesiedlung der 1965/66 entstandenen Vulkaninsel Surtsey bei Island wurde von FRIDRIKSSON (1975) durchgeführt. Die nächste kleine Insel ist 5,5 km entfernt. Sehr viele keimfähige Samen wurden angedriftet oder kamen durch die Luft angefliegen. Ein endozoochorer Transport durch Vögel war seltener. Aber nur wenigen Arten gelang es, Fuß zu fassen. 1968 wurden 8 Arten der Cyanophyta und 100 andere Algen festgestellt, darunter 74 Diatomeen. Die thermophile Alge *Mastigocladus laminosus* mußte von dem 75 km entfernten Island stammen. Die ersten Flechten wurden 1970 festgestellt. Die wichtigsten Pioniere sind die Moose. Schon 1967 wurden Kolonien von *Funaria hygrometrica* und *Bryum argenteum* gefunden; 1970 waren es schon 16 Arten. Sie entwickelten sich in dem feuchten, kühlen Klima sehr gut und bald wurde *Rhacomitrium canescens* vorherrschend, aber auch *R. lanuginosum*. 1972 waren bereits 63 Moosarten auf der Insel, davon waren 12 häufig. Die mittlere Biomasse auf 3 dichtbesiedelten Quadraten war 1971 $0,518 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 1972 bereits $3,412 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$. 1971 wurde der Farn *Cystopteris fragilis* gefunden, ebenso die ersten Blütenpflanzen am Strand (*Cakile edentula*, *Elymus arenarius*, *Honkenya peploides* und *Mertensia maritima*). 1973 waren es 13 Arten mit insgesamt 1273 Individuen. An Arthropoden stellte man 1970 bereits 112 Insekten und 24 Spinnenarten fest. 1967 wurden 29 Arten von Zugvögeln gezählt und 13 Arten, die Meeresküsten besiedeln.

Auch über die Besiedlung der Blockhalden nach Bergstürzen liegen genaue Untersuchungen aus den Alpen vor.

Natürliche sekundäre Sukzessionen vollzie-

hen sich vor allem nach Bränden. Sie sind für die Vegetationsbildung von großer Bedeutung (vgl. p. 73).

Auf großen Windbruchflächen, insbesondere nach tropischen Orkanen, bleiben noch viele Pflanzen am Leben; trotzdem dauert es bei Wäldern sehr lange, bis die Pflanzendecke wieder ihre frühere Ausbildung erreicht. Ständig fluktuierende sekundäre Sukzessionen vollziehen sich in den Auen von Flüssen, die dauernd ihren Lauf ändern. Auf solchen Flächen kommt die Vegetation niemals zur Ruhe. Dasselbe gilt für die Meeresufer mit periodischen starken Stürmen oder an Sandstränden mit Dünenbildung.

Durch die Tätigkeit der Pflanzen selbst bedingte Sukzessionen verlaufen dort, wo es zur Bildung von Torf kommt und damit zu einer Erhöhung der Bodenoberfläche. Doch hält eine solche Moorbildung nur dort lange an, wo in einem für die Moorbildung günstigen Klima (kühl, dauerhumid) die Torfauflagerung durch eine langsame Senkung der Erdoberfläche kompensiert wird, z. B. an der Nordseeküste. Ansonsten hört das Moorwachstum in die Höhe mit der Zeit infolge zunehmender Entwässerung durch stärkeren Abfluß fast auf.

Wir wollen zum Schluß nochmals betonen, daß man aus einem Nebeneinander verschiedener Vegetationsgürtel, d. h. einer Zonation bei allmählicher Änderung eines Standortfaktors, nicht ohne weiteres auf eine Sukzession schließen darf. Es handelt sich vielmehr meistens um eine ökologische Reihe, die sehr stabil sein kann.

Auf die zahlreichen, leicht feststellbaren, durch den Menschen bedingten, sekundären Sukzessionen (Kahlschlag, aufgelassene Kulturlächen, Entwässerungen, Meliorationen usw.) sei nur hingewiesen.

8 Assimilathaushalt und Primärproduktion in humiden und ariden Gebieten in ökologischer Sicht

8.1 Die Photosynthese von C₃- und C₄-Pflanzen sowie der Diurnale Säurerhythmus

Der grundlegende Vorgang, der die Voraussetzung für alles Leben auf der Erde ist und der den Stoffkreislauf und Energiefluß eines Ökosystems einleitet, ist die Photosynthese der autotrophen grünen Pflanzen – also der Produzenten. Bei diesem Vorgang wird CO₂ aus der Atmosphäre von den Chloroplasten assimiliert und mit Hilfe der absorbierten Lichtenergie zu organischen Verbindungen, meist Kohlenhydraten, synthetisiert, wobei eine Speicherung von chemischer Energie erfolgt. Als Zwischenprodukte treten Verbindungen mit 3 Kohlenstoffatomen auf, weshalb man von der C₃-Photosynthese spricht. Bei den C₃-Pflanzen erfolgt die CO₂-Assimilation und die zur Synthese benötigte Lichtabsorption im selben Chloroplasten. Bei einigen tropischen Pflanzen stellte man dagegen fest, daß die CO₂-Assimilation in den Chloroplasten des Mesophylls erfolgt, wobei Malat entsteht. Dieses wird dann zu den Bündelscheidenzellen transportiert, in deren Chloroplasten die eigentliche Synthese stattfindet. Da als Zwischenprodukt eine Tetrakarbonsäure entsteht, spricht man von der C₄-Photosynthese. Ökologisch von Bedeutung ist die Tatsache, daß bei der C₃-Photosynthese eine gewisse Rest-CO₂ ungenutzt verbleibt, während bei der C₄-Photosynthese eine fast vollständige Assimilation erfolgt, was einen gewissen Vorteil bedeuten könnte. Dies hängt mit der unterschiedlich starken Affinität der entsprechenden Enzyme zu CO₂ zusammen.

Man glaubte, daß die C₄-Photosynthese insbesondere für Arten der heißen Wüsten charakteristisch ist, doch je mehr Arten untersucht werden, desto schwieriger ist es die C₄-Pflanzen mit bestimmten ökologischen oder taxonomischen Gruppen in Verbindung zu bringen.

In einzelnen Gattungen, z. B. *Atriplex*, *Euphorbia*, *Heliotropium*, *Kochia*, *Zygophyllum* usw. kommen sowohl Arten mit C₃- als auch andere mit C₄-Photosynthese vor.

Ob die C₄-Photosynthese gegenüber der C₃-

Photosynthese einen unter natürlichen Verhältnissen ökologisch ins Gewicht fallenden Vorteil bietet, müssen weitere genauere Untersuchungen unter natürlichen Bedingungen noch erhärten.

Man konnte inzwischen allgemein feststellen, daß z. B. das höhere Temperaturoptimum der Photosynthese, die meist bessere Ausnützung des CO₂ (z. B. auch aus der Lichtatmung, oder bei fast geschlossenen Spalten) die C₄-Pflanzen in wärmeren und trockeneren Gebieten begünstigen. Innerhalb bestimmter Gruppen (Gräser, Kräuter) nimmt ihr Anteil an der Vegetation von Nord nach Süd (z. B. in den USA) deutlich zu. Besonders ausgeprägt ist dies in Vegetationseinheiten von Salzstandorten. Bei C₄-Pflanzen gibt es nur wenige, die sich an kühlere Temperaturverhältnisse angepaßt haben. Neben wenigen kleinstrauchigen *Atriplex*-Arten (z. B. *Atriplex confertifolia* in N-Amerika) ist es bei uns *Spartina townsendii*, ein Gras, das sich an unseren Küsten derzeit weiter ausbreitet. Im Gebiet des Neusiedler Sees sind es nur die beiden einjährigen *Crypsis aculeata* und *Camphorosma annua*, die die kurze Vegetationszeit nach Austrocknen der Salzlichen im Sommer nutzen können. Der Schwerpunkt der Verbreitung der C₄-Pflanzen liegt vor allem in den Grasländern (ZB II), wo tropische Grasarten (z. B. Panicoiden) einen großen Anteil an der Vegetation ausmachen.

Eine weitere ökologisch bedeutsame Art der Photosynthese, die mit einem diurnalen Säurerhythmus verknüpft ist, findet man bei Sukkulenten:

LIVINGSTON hatte schon 1907 in der Sonora-Wüste festgestellt, daß die relative Transpiration bei Kakteen nachts nicht geringer als am Tage ist, sondern nachts ihr Maximum erreicht. E. B. SHREVE (1915) konnte das indirekt bestätigen; denn sie beobachtete, daß die Glieder von *Opuntia versicolor* periodische Bewegungen ausführen: sich nachts senken und am Tage heben, was auf einem Abfallen der Turgeszenz in der Nacht beruht. Die Wasserbilanz erwies sich in der Nacht als negativ und am Tage als positiv, d. h. die Spalten wurden in der Nacht geöffnet und am Tage geschlossen. Die CO₂-

Aufnahme mußte somit in der Nacht erfolgen und die eigentliche Photosynthese unter der Einwirkung des Sonnenlichts am Tage vor sich gehen. SPOEHR hatte bereits 1913 gezeigt, daß bei derselben *Opuntia* der Säuregehalt des Zellsaftes bei Sonnenaufgang am höchsten ist: zum Neutralisieren von 1 ml Saft wurden morgens 2,45 ml 1/10 n KOH verbraucht, nachmittags dagegen nur 0,31 ml. Die nachts aufgenommene CO_2 mußte somit als organische Säure gespeichert werden. Die genaueren Einzelheiten dieses «Diurnalen Säurezyklus» wurden jedoch erst später bei sukkulenten Crassulaceen aufgeklärt und werden deshalb heute als CAM (= Crassulaceen Acid Metabolism) bezeichnet (NUERNBERGK 1960, KLUGE und TING 1978). Diese Sukkulenten verhalten sich bei guter Wasserversorgung wie typische C_3 -Pflanzen, aber bei Wassermangel erfolgt die Stomata-Öffnung und die CO_2 -Aufnahme zunehmend nachts, es wird dabei, wie bei den C_4 -Pflanzen vorwiegend Malat gebildet, aber die Photosynthese erfolgt in denselben Chloroplasten erst am Tage. Es findet somit keine räumliche Trennung zwischen CO_2 -Aufnahme und Photosynthese statt, sondern eine zeitliche. Der ökologische Vorteil ist evident. Die Transpiration ist bei nur nachts geöffneten Spalten stark herabgesetzt, d. h. die Sukkulenten können mit dem von ihnen während der Regenzeit gespeicherten Wasser längere Trockenzeiten überwinden, große Kakteen bis über ein Jahr. Dieser diurnale Säurestoffwechsel wird ebenfalls bei allen Kakteen, bei sukkulenten Epiphyten (Orchideen, Bromeliaceen, Cactaceen) beobachtet (COUTINHO 1964, 1965, 1969, MEDINA 1974, KLUGE et al. 1978); bei *Frerea*, einer Stapelien-Art in Indien, die sukkulent ist, aber in der Regenzeit noch normale Blätter bildet, konnten LANGE und ZUBER (1977) zeigen, daß die Blätter normale C_3 -Photosynthese aufweisen, während für die blattlose Pflanze während der Trockenzeit ein diurnaler Säurerhythmus festgestellt wurde. Die sukkulenten Halophyten besitzen dagegen keinen diurnalen Säurerhythmus, mit Ausnahme der halophilen Mesembryanthemen, bei denen er mit zunehmendem Salzgehalt des Bodens festgestellt wurde (Literatur in der Zusammenfassung von KLUGE und TING 1978). Da dieser diurnale Säurerhythmus durchaus nicht nur für die Crassulaceen charakteristisch ist, sollte man die Bezeichnung CAM in DAM («Diurnal Acid Metabolism») abändern. Die älteste Bezeichnung ist «de Saussure-Effekt».

Untersuchungen im Laboratorium zeigten neuerdings, daß der diurnale Säurestoffwechsel sehr stark von der Tagestemperatur abhängt (LANGE u. ZUBER 1980), doch sollte das Verhalten der Sukkulenten in dieser Beziehung am natürlichen Standort noch genauer nachgeprüft werden. In der Sonora-Wüste sind es vor allem die tiefen Nachttemperaturen (vgl. Bd. 2).

8.2 Photosynthesemessungen im Gelände

Die genaue Bestimmung der Photosynthese-Intensität am Wuchsort der Pflanzen im Gelände stieß bis vor kurzem auf große Schwierigkeiten. Zur Messung des Gaswechsels eines assimilierenden Blattes muß dieses in eine durchsichtige Kammer eingeschlossen werden, durch die der Luftstrom durchgesaugt wird, um dessen CO_2 -Abnahme zu messen. Die durchsichtige Kammer wirkt jedoch als «Wärmefalle». Im Sonnenlicht tritt schon nach 1 Minute starke Überhitzung des Blattes ein, die eine Hemmung der Photosynthese und eine starke Steigerung der Atmung zur Folge hat, so daß keine Abnahme, sondern oft eine Zunahme des CO_2 -Gehalts erfolgt. Nur die Messungen, die man bei relativ schwacher Beleuchtung durchgeführt hatte, ergaben brauchbare Ergebnisse.

Erst nach Verwendung einer sehr aufwendigen Apparatur mit klimatisierten Küvetten, deren Innentemperatur und innere Luftfeuchtigkeit automatisch der von der Außenluft angeglichen werden kann, sowie der CO_2 -Messung mit dem Ultrarot-Absorptionsschreiber (Uras, Binós), erhält man auch bei starker Einstrahlung zuverlässige Werte (vgl. LANGE et al. 1969).

Die für die CO_2 -Aufnahme durch die Blätter ebenfalls bedeutsame Windgeschwindigkeit weicht allerdings in der Assimilationskammer von der außerhalb derselben ab. Wie groß der dadurch entstehende Fehler ist, läßt sich schwer abschätzen.

Die Photosynthese-Intensität wird meist in $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ausgedrückt, wobei man die Blattfläche in dm^2 einseitig mißt. Solche Photosynthesemessungen sind apparativ sehr kostspielig und setzen einen Stützpunkt oder ein fahrbares Laboratorium voraus. Man wird sie stets nur in Einzelfällen durchführen können, wenn genügend Mittel zur Verfügung stehen, und sich deshalb fragen müssen, ob man nicht

bei breitangelegten ökologischen Untersuchungen nicht auch mit einfacheren und weniger aufwendigen Methoden auskommt. In der Ökologie sind oft etwas weniger genaue, aber dafür viele Messungen und an zahlreichen Objekten sinnvoller, weil infolge der großen Streuung der Werte meist Mittelwerte aus vielen Messungen an verschiedenen Pflanzen mehr aussagen, als eine sehr genaue Einzelmessung an einer Pflanze. (vgl. 4.2.1). Mit solchen einfachen Methoden wurden bereits ökologische Untersuchungen im Gelände im Photosynthese-Grenzbereich durchgeführt, z. B. im schwachen Licht (Höhlen, Waldschatten, Polargebiet) oder im Winter bei Temperaturen um 0°C . Folgende Methoden seien kurz beschrieben (genauer in Originalarbeiten oder bei WALTER 1960):

1. Die sehr einfache und in kurzer Zeit an vielen verschiedenen Objekten durchzuführende Messung des Lichtkompensationspunktes mit der colorimetrischen Methode zur CO_2 -Bestimmung nach KAUKO, die von LIETH (1960) genau beschrieben und angewendet wurde (p. 148, 153, vgl. auch Nebelwälder p. 214).

2. Die auf demselben Prinzip beruhende sehr empfindliche Methode nach Älvik zur Feststellung von geringen positiven oder negativen Werten der Photosynthese um den Nullwert. Als Beispiel führen wir die Arbeit von Zeller (1951) an, in der die Methode dazu verwendet wurde, um festzustellen, ob die Pflanzen bei Temperaturen um 0°C noch CO_2 assimilieren oder infolge von Atmung ausscheiden (vgl. p. 157 ff.). SIEB (unveröff.) benutzte dieselbe Methode, um bei Pflanzen im tiefen Waldschatten zu ermitteln, ob ihre Tagesbilanz des CO_2 -Umsatzes positiv oder negativ war (vgl. pp. 153 ff.).

3. Der Nachweis der Photosynthese-Ausbeute wird festgestellt durch die Bestimmung des Zuwachses an Trockensubstanz bzw. durch Beobachtung des Wachstums und der Größenzunahme von Pflanzen. Wenn z. B. Flechten in regenlosen Wüsten, aber mit Taufall während der Nacht oder mit häufigem Nebel wachsen, so ist das ein Beweis dafür, daß sie genügend Wasser erhalten, um zu gewissen Tageszeiten durch Photosynthese soviel CO_2 zu assimilieren, daß sie ungeachtet der Atmungsverluste einen Überschuß an Assimilaten für das Wachstum erzielen.

Natürlich ist es stets erwünscht, genaue quantitative Angaben zu erhalten, wie z. B. die von LANGE et al. (1970): Unter Verwendung einer klimatisierten Kam-

mer und der dazugehörenden sehr aufwendigen Apparatur konnten sie die Stoffbilanz der Flechte *Ramalina maciformis* in der Negev-Wüste in einer Nacht mit Taufall exakt ermitteln (Abb. 79). Die in der Nacht aufquellende Flechte atmet und gibt CO_2 ab, morgens nach Sonnenaufgang setzt eine intensive Photosynthese ein, die aber bald steil abfällt, weil die Flechte austrocknet, sie verbleibt den ganzen Tag im latenten Lebenszustand, d. h. der Gaswechsel hört praktisch auf. Die Tagesbilanz sieht folgendermaßen aus:

CO_2 -Aufnahme in den Morgenstunden	$1,32 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
CO_2 -Abgabe durch Atmung in 24 Std.	$0,78 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$
Überschuß der Aufnahme in 24 Std.	$0,54 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$

In Nächten ohne Taufall steigt die Luftfeuchtigkeit so stark an, daß eine gewisse Aufquellung der Flechte erfolgt, aber der Überschuß der CO_2 -Aufnahme ist dann nur $0,11 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. Berücksichtigt man die Zahl der Taunächte im Jahr (etwa 200), so kann man abschätzen, daß das Trockengewicht der Flechte in einem Jahr um etwa 5–10% ansteigt, d. h. die Flechten wachsen sehr langsam, was mit der direkten Beobachtung gut übereinstimmt.

8.3 Die Abhängigkeit der CO_2 -Assimilation von Außenfaktoren

Die wichtigsten Faktoren, die die Photosynthese beeinflussen, sind: die Beleuchtungsstärke, also die Lichtintensität, die Temperatur, der Wind und die CO_2 -Konzentration der Luft. Wir berücksichtigen dabei hier nur die Verhältnisse, denen die C_3 -Pflanzen unter natürlichen Bedingungen im Gelände ausgesetzt sind. Den Anstoß zu solchen experimentell ökologischen Untersuchungen gab LUNDEGÄRDH (1921, 1924, 1925, 1957) mit seinen Messungen im Naturschutzgebiet auf der Insel Hallands Väderö in Südwestschweden. Für C_4 -Pflanzen liegen noch zu wenige Untersuchungen am natürlichen Standort vor.

Wenn man in der Ökologie von der CO_2 -Assimilation spricht, so versteht man darunter stets die *Netto-Assimilation*, auch *apparente Assimilation* genannt, d. h. die Differenz zwischen dem gesamten assimilierten Kohlendioxyd und dem gleichzeitig durch die Atmung ausgeschiedenen. Letztere Größe können wir nicht einwandfrei bestimmen. Zwar läßt sich die Atmungsintensität im Dunkeln feststellen, sie ent-

spricht jedoch nicht der Atmung im Licht. Man kann das dadurch beweisen, daß man die Atmung im Dunkeln vor und nach einer längeren Belichtung erhöht, wahrscheinlich als Nachwirkung der höheren Lichtatmung. Genau erfäßbar ist nur die Netto-Assimilation, die für die Produktion eines Blattes von Bedeutung ist. Da die Lichtintensität im Gelände ständig schwankt, so wurde von LUNDEGÅRDH die Beleuchtung in Bruchteilen oder besser in Prozent des vollen Tageslichts angegeben.

8.3.1 Die Abhängigkeit der CO₂-Assimilation von der Lichtintensität

LUNDEGÅRDH stellte die Abhängigkeit der Assimilationsintensität von der Lichtstärke graphisch dar; er erhielt eine logarithmische Kurve. Vergleicht man dabei die Assimilationskurve einer Licht- und einer Schattenpflanze (Abb. 80), so bemerkt man, daß bei hohen Lichtintensitäten die erstere, bei schwacher Belichtung (unter $\frac{1}{20} = 5\%$ des Tageslichtes) da-

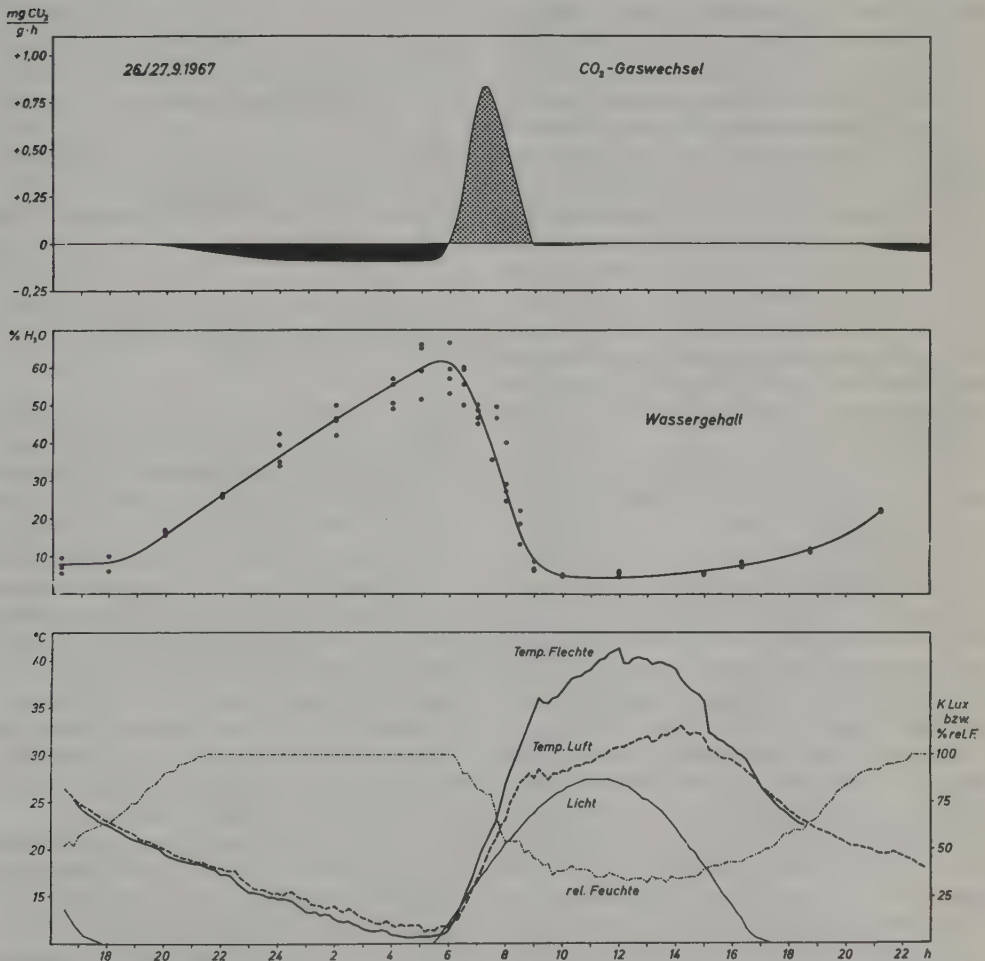


Abb. 79: CO₂-Gaswechsel (oben) der *Ramalina* bei Taubenetzung, Wassergehalt der Thalli (Mitte) und Außenbedingungen (unten) im Laufe von 24 Stunden (nach O. L. LANGE, et al. 1970).

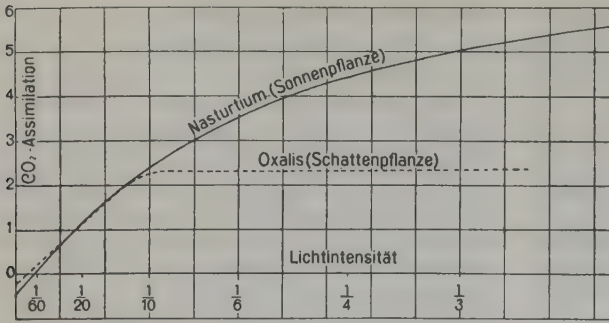


Abb. 80: Assimilationskurven von *Nasturtium palustre* und *Oxalis acetosella* (nach LUNDEGÄRDH, aus WALTER 1927). Negative Werte unter der Null-Linie = ausgeschiedene CO_2 . Lichtintensität – in Bruchteilen des vollen Tageslichts.

gegen die letztere das Licht besser ausnützt. Gleichzeitig erkennen wir aus diesen Kurven, daß die Atmung der Schattenpflanzen geringer ist. Wir müssen zu diesem Zweck die Werte für die ausgeschiedene Kohlensäure vergleichen, wenn die Lichtintensität gleich Null ist. Bei sehr geringen Lichtintensitäten überwiegt zunächst noch die CO_2 -Ausscheidung. Mit steigender Lichtintensität nimmt aber die photosynthetische Tätigkeit zu, bis schließlich die ausgeatmete CO_2 -Menge gleich der aufgenommenen wird. Man bezeichnet diesen Punkt, bei dem bei normalem CO_2 -Gehalt der Luft die Assimilationskurve gerade die Abszissenachse schneidet, als den *Licht-Kompensationspunkt*. Er liegt in unserem Beispiel, wie aus den Kurven zu ersehen ist, für *Nasturtium palustre* bei $\frac{1}{10} = 1,4\%$, für *Oxalis* etwa bei $0,7\%$.

Aus der Lage des Kompensationspunktes geht die Anpassung der Pflanzen an größere bzw. kleinere Lichtmengen am deutlichsten hervor. Z. B. fand LIETH (1960), daß bei 18 Schattenpflanzen unserer Laubwälder der Kompensationspunkt in den Sommermonaten stets unter 250 Lux liegt. Nur bei vergilbenden Blättern steigt er rasch an. Im Gegensatz dazu erreicht er bei Arten sonniger Standorte meistens Werte zwischen 800 und 2000 Lux. Aber der Kompensationspunkt ist bei ein und derselben Art keine konstante Größe, sondern hängt von dem Lichtgenuß der Blätter ab. Abb. 81 zeigt die Kompensationspunkte von Sonnen- und Schattenblättern der Buche (*Fagus silvatica*). Erstere liegen immer höher. LUNDEGÄRDH hatte dasselbe für *Sambucus nigra*, *Pinus silvestris* und *Picea excelsa* festgestellt. Bei Waldschattenpflanzen sinkt er mit zunehmender Belaubung, also abnehmendem Lichtgenuß, rasch, um erst nach voller Belaubung den konstanten Sommerwert zu er-

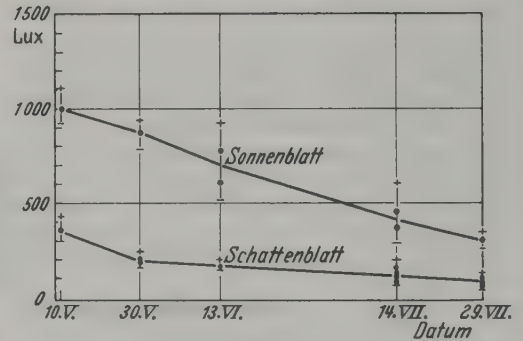


Abb. 81: Die Lichtkompensationspunkte der Blätter von *Fagus silvatica* im Sommer 1960 (nach LIETH).

reichen. Umgekehrt steigt er bei Arten am Wiesenboden nach der Mahd sofort an (LIETH u. VOGT 1959). Doch ist das Licht nicht der allein ausschlaggebende Faktor, wie es HARDER (1923) für Moose und Algen nachweisen konnte. Vielmehr geht bei den Waldschattenpflanzen das Absinken des Kompensationspunktes parallel mit einer Abnahme der Atmungsintensität, die endogen bedingt zu sein scheint. Die photosynthetische Leistungsfähigkeit bleibt in diesem Falle ziemlich unverändert (LIETH).

Anders ist es bei einer Frosteinwirkung (PAVLETIC u. LIETH 1958). Eine kurze Frosteinwirkung setzt die Leistungsfähigkeit der Photosynthese vorübergehend herab (Abb. 86).

Auch bei Warmhauspflanzen, die sich schon bei Temperaturen über 0°C «erkälten», steigt der Kompensationspunkt von im Dunkeln bei $+3^\circ\text{C}$ vorbehandelten Pflanzen an, während er bei warm und dunkel gehaltenen Kontrollen absinkt. Als Beispiel bringen wir folgenden Versuch mit *Gloxinien* (nach M. ÖNAL, unveröffentlicht):

Gloxinienblätter Probenentnahme		Kompensationspunkt in Lux. Beginn d. Versuches: 9. V.			
		9. V.	13. V.	17. V.	23. V.
Vorbehandlung:					
Pflanzen dunkel	bei 3°C	210	280	300	850*
Kontrolle	bei 18°C	210	110	104	90

* Blätter bereits mit braunen Flecken.

Da der Kompensationspunkt bei Schattenpflanzen tiefer liegt als bei Sonnenpflanzen, werden sie schon bei geringeren Lichtintensitäten positiv assimilieren. Das Lichtminimum, bei dem die Pflanzen gerade noch gedeihen können, liegt natürlich höher als der Kompensationspunkt. Es müssen ja durch die Photosynthese nicht nur die gleichzeitigen Atmungsverluste gedeckt, sondern auch Atmungsmaterial im Überschuß für die Nacht und für die Atmung der übrigen, nicht grünen Organe gebildet werden. Für das Wachstum wird außerdem noch ein weiteres Plus an organischen Stoffen benötigt.

Vergleicht man die minimalen Lichtintensitäten (L_{\min}), bei denen die Pflanzen im Waldschatten noch wachsen, mit der Lage des Kom-

pensationspunktes, so erkennt man, daß die Pflanzen beim L_{\min} sich tatsächlich an der Hungergrenze befinden. Für *Oxalis acetosella* liegt das L_{\min} bei 1,4%, der Kompensationspunkt bei 0,7%. Den Verlauf von Lichtkurven an Schattenstandorten zeigen die Abb. 82 und 83. Berechnet man daraus unter Zugrundelegung der Assimilationskurve auf Abb. 80 den CO₂-Umsatz der *Oxalis*-Pflanzen, so sieht man, daß eine Aufnahme von CO₂ bei der auf Abb. 82 abgebildeten Lichtkurve nur etwa 9 Stunden am Tage stattfindet, wobei sie nur in einer sehr kurzen Zeitspanne während der Einwirkung der Lichtflecke höhere Werte erreicht. Trotzdem würde sie bei einem normalen CO₂-Gehalt der Luft noch nicht genügen, um die CO₂-Abgabe durch die Atmung während der 15 übr-

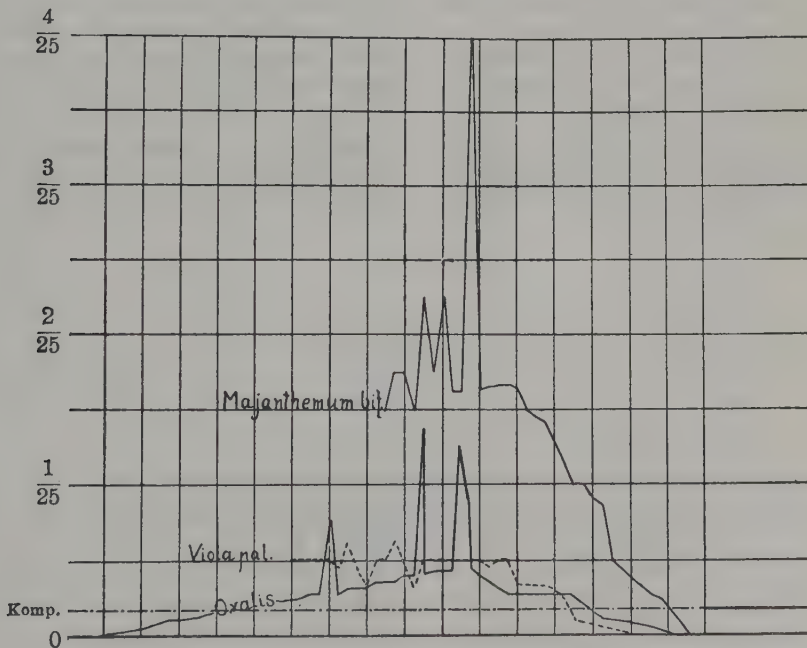


Abb. 82: Tageslichtkurven von 3 Standorten am Waldboden. Abszisse: Zeit in Stunden; Ordinate: relative Lichtintensität. Komp. ist der Kompensationspunkt von *Oxalis acetosella*. Die scharfen Maxima sind durch Lichtflecke bedingt (nach LUNDEGÄRDH, aus WALTER 1927).

gen Stunden zu decken (LUNDEGÄRDH berechnete die CO_2 -Bilanz zu $-0,94 \text{ mg CO}_2$). Erst wenn man berücksichtigt, daß der CO_2 -Gehalt im Walde $0,68 \text{ mg}$ pro Liter beträgt und die Assimilation dadurch gefördert wird (s. S. 162), kommt man auf eine geringe positive Bilanz von $+0,12 \text{ mg CO}_2$.

Bei den auf Abb. 83 dargestellten Verhältnissen übertrifft nur die Lichtintensität der beiden Lichtflecke den Kompensationspunkt. Sie genügt nicht, um die Bilanz positiv zu gestalten. Die Pflanzen können sich an solchen Standorten nur auf Kosten der im Frühjahr und Herbst gesammelten Reserven halten. Sie bleiben dabei meist steril.

Wir sehen also, daß die Pflanzen, auch die Keimpflanzen der bestandesbildenden Bäume, im tiefen Waldschatten ständig mit dem Hunger zu kämpfen haben. Ein geringes Plus an Licht oder einzelne, am Boden vorbeigleitende Lichtflecke zusammen mit dem etwas erhöhten CO_2 -Gehalt sind entscheidend für die Existenz der Pflanzen.

Bei einem Lichtgenuß von etwa 1% dürfte die Grenze des absoluten Vorkommens von Höheren grünen Pflanzen liegen. Darunter beginnt der «tote Waldschatten», in dem wir höchstens nur noch heterotrophe Blütenpflanzen und Pilze finden.

Die Lichtverhältnisse im tropischen Regenwald unterscheiden sich nicht wesentlich von denen in den gemäßigten Wäldern. Das Kronendach der oberen Baumschicht ist im allgemeinen unruhiger und weniger geschlossen. Es dringt also mehr Licht in das Innere des Wal-

des; jedoch wird dieses Licht von der unteren Baumschicht, von Epiphyten und Lianen zu einem großen Teil absorbiert. Ein wesentlicher Unterschied gegenüber unseren Wäldern ist aber, daß die krautige Schicht in den Tropen eine Höhe von 2 und mehr Metern erreicht. Der Mensch ist meistens gezwungen, sich in und unter ihr zu bewegen und gewinnt deshalb leicht den Eindruck einer sehr geringen Lichtintensität; denn die Krautschicht läßt sehr wenig Licht bis zum Boden durch, der meistens nur mit einer dünnen, toten Streuschicht bedeckt ist. In den Wäldern Süd-Nigeriens beträgt die Lichtintensität unmittelbar am Waldboden etwa $\frac{1}{2}$ – 1% des Tageslichts. In den tropischen Regenwäldern der höheren Lagen, z. B. am Kilimandscharo in 2400 m Höhe, die keine so üppige Krautschicht besitzen, dringt viel mehr Licht bis zum Boden. Dieser ist dann mit einem leuchtend grünen *Selaginella*-Teppich bedeckt, der unsere Waldmoose vertritt.

Für die dunkelsten Wälder auf Sumatra stellte BÜNNING (1947) fest, daß gegenüber unseren Wäldern auch der grüne Spektralbereich sehr geschwächt ist und nur das langwellige Rot und das anschließende Infrarot stärker vertreten sind. Man kann in diesem Falle also nicht mehr von einem «Grünschaten» sprechen, sondern eher von einem «grauen Dämmerlicht». Auf den Waldboden fallen oft nur $0,1\%$ des Tageslichts. Allerdings fehlt dann eine Bodenvegetation. Selbst die Moose sind meist nur als Protomena-Fäden ausgebildet, während beblätterte Moose höher auf Brettwurzeln und auf toten Stämmen wachsen. Bei Lichtintensitäten zwi-

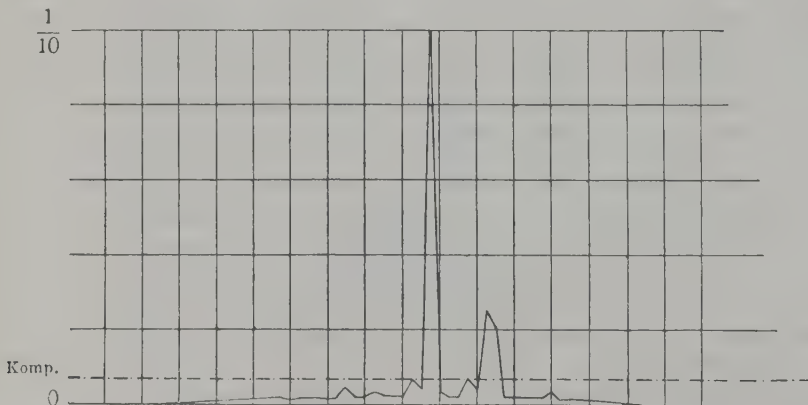


Abb. 83: Tageslichtkurve an einem *Oxalis acetosella*-Standort im Walde unter Farnen (nach LUNDEGÄRDH, aus WALTER 1927). Bezeichnungen s. Abb. 82.

schen 0,5–0,2% fand BÜNNING neben Moosen noch Hymenophyllaceen, Farne, Lycopodien sowie Selaginellen und von Blütenpflanzen spärliche Begonien, Commelinaceen, Zingiberaceen, Rubiaceen und *Impatiens*.

Diese tropischen Schattenpflanzen zeichnen sich durch eine sehr schwache Atmung aus (GEIGER 1928), was ihnen die Möglichkeit gibt, mit sehr wenig Licht auszukommen. Deshalb gehören auch viele von ihnen zu den beliebten Zimmerpflanzen, die oft noch in der dunkelsten Ecke durchhalten und infolge des Vorhandenseins von Wassergewebe in den Blättern nicht gleich eingehen, wenn man sie zu gießen vergißt (Blattbegonien, *Tradescantia zebrina*, *Chlorophytum*, *Aspidistra* u. a.).

Unsere Angaben des Lichtminimums bezogen sich bisher nur auf Angiospermen. Niedere Pflanzen, die praktisch nur aus chlorophyllführenden Zellen bestehen und deshalb keine Stoffe für den Aufbau und die Atmung chlorophyllfreier Zellen brauchen, können mit noch weniger Licht auskommen. Das gilt schon für die Moose und in noch höherem Grade für ihre algenähnlichen Protonema-Fäden sowie die einfachen Grünalgen und Cyanophyceen.

Diese geringen Lichtansprüche der Algen machen es auch verständlich, daß man in den feuchten Sandschichten der Wattböden Cyanophyceen noch in 3–5 mm Tiefe findet. Am Bodenprofil erkennt man eine Schichtung von wei-

ßem Decksand über der grünen Algenschicht und darunter eine violettrote Purpurbakterien-schicht über den von Schwefeleisen geschwärzten tieferen Sandschichten. Nach HOFFMANN (1949) erreichen noch 6–10% des Tageslichts die obere Algenschicht. Selbst in feinsten Spalten von Kalkgestein dringen endolithische Algen (*Gloeocapsa*, *Trentepohlia*) und Flechten ein. Hier in 4–8 mm Tiefe kann der Lichtgenuß kaum mehr 0,1% betragen. Bei diesen Organismen muß also der Kompensationspunkt sehr tief liegen.

Über «Fensteralgen», die im Wüstenboden unter durchsichtigen Quarzsteinen wachsen, berichtet VOGEL (1955). Auch sonst spielen Algen in den obersten Schichten der Wüstenböden, die in bestimmten Gebieten durch Tau benetzt werden, eine große Rolle.

Der Licht-Kompensationspunkt, d. h. die Lichtintensität, bei der die grünen Blätter weder CO₂ aufnehmen noch abgeben, hängt nicht nur von der Assimilationsintensität, sondern in ebenso hohem Maße von der Atmungsintensität ab. Da der Anstieg der Assimilationskurve bei Sonnen- und Schattenpflanzen bei geringen Lichtintensitäten fast gleich ist, kann man sogar sagen, daß der Kompensationspunkt vorwiegend durch die Atmungsintensität bestimmt wird. Folgende Zahlen (berechnet nach BOYSEN-JENSEN 1949) zeigen das:

Pflanzenart	Atmung mg CO ₂ pro 50 cm ² und Stunde	Kompensationspunkt (rel. Lichtintensität)	Verhältnis Kompensation zu Atmung
<i>Sinapis alba</i>	0,87	1,8%	2,1
Esche (Lichtblatt)	0,6	1,4%	2,3
Buche (Lichtblatt)	0,5	1,0%	2,0
Hafer	0,37	0,6%	1,6
Esche (Schattenblatt)	0,2	0,4%	2,0
Buche (Schattenblatt)	0,1	0,3%	3,0
<i>Marchantia</i>	0,06	0,2%	3,3

Wie wir sehen, ist bei Schattenpflanzen (untere 3 Reihen) die Atmung bedeutend geringer, und der Kompensationspunkt liegt entsprechend tiefer. Die Anspruchslosigkeit der Schattenpflanzen beruht somit nicht nur auf einer besseren Ausnutzung des Lichts.

Der begrenzende Faktor bei höheren Lichtintensitäten dürfte die Diffusion des CO₂ in die Blätter sein, denn Schattenblätter haben bedeutend weniger Spaltöffnungen als Sonnenblät-

ter.¹ Während Schattenblätter schon bei 10% des Tageslichts die maximale Assimilationstätigkeit erreichen, nimmt bei Sonnenblättern die Kurve erst bei 20–40% einen mehr horizontalen Verlauf an. Die maximale Assimilationsleistung wird bei 45% der Tageshöchstwerte erreicht. Trübe Tage sind deshalb für die Pflanze oft

¹ Dem widerspricht jedoch die Feststellung von HARVEY 1980 (vgl. p. 95).

ebenso produktiv wie sonnige (TRANQUILLINI 1955).

Untersucht man die Verteilung der Pflanzen in Höhlen mit zunehmender Entfernung vom Höhleneingang, so ergibt sich sehr deutlich die Zonierung:

Blütenpflanzen → Farne → Moose → Algen.

GAMS (1927) hat das in den Höhlen des Wallis festgestellt, LIETH (1960) gibt folgende Darstellung für die Höhlen der Schwäbischen Alb und bei Hallstatt am Fuß des Dachsteinmassivs in den Alpen (s. Abb. 84).

Der Lichtkompensationspunkt hängt sehr

stark vom Aktivitätszustand der Pflanze ab. Beim Austreiben der Pflanzen ist die Atmungsintensität sehr intensiv und der Lichtkompensationspunkt liegt deshalb hoch. Nimmt bei der weiteren Entwicklung die Atmung ab und die Photosynthese zu, so sinkt der Lichtkompensationspunkt (Abb. 85).

Bei Frühjahrsgeophyten, die zur Zeit der Belaubung des Waldes schon vergilben, steigt der Kompensationspunkt steil an, weil sie ihre Entwicklung abschließen und das Chlorophyll abgebaut wird.

Der Lichtkompensationspunkt ist somit ein feiner Indikator für das Gleichgewicht, das zwi-

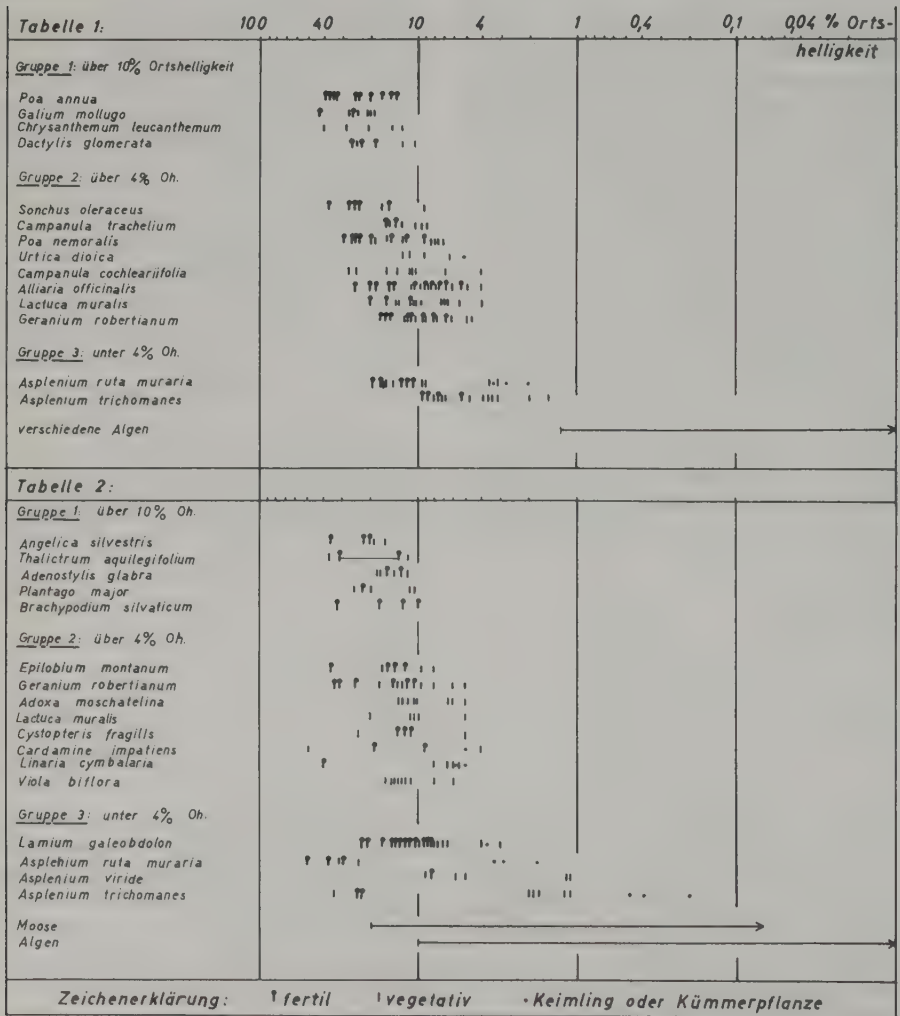


Abb. 84: Das Vorkommen der Pflanzenarten in Abhängigkeit vom Lichtgenuß (aus LIETH 1960). Tab. 1 in Höhlen am Rosenstein (Schwäbische Alb), Tab. 2 in Höhlen um den Hallstätter See herum (Salzkammergut).

schen der Photosyntheseleistung (= Bruttoassimilation) und der Atmung besteht.

Bei einigen Schattenpflanzen des Waldes wurde die Anpassungsfähigkeit an verschiedene Lichtverhältnisse untersucht. Man kann sie schon aus der Änderung des Lichtkompensationspunktes erkennen (LIETH 1960). Dieser liegt vor der Laubentfaltung bei etwa 900 Lux und sinkt nach der Belaubung rasch ab, bis er bei 200 Lux ziemlich konstant bleibt. Dieses Absinken wird durch die Abnahme der Atmungintensität bedingt (Abb. 85), während die Leistungsfähigkeit des Photosyntheseapparates ziemlich gleich bleibt. Nur wenn im Frühjahr Spätfröste auftreten, erhöht sich der Kompensationspunkt für einige Tage, ohne daß die Atmung beeinflußt wird (Abb. 86). In diesem Falle wird also der Photosyntheseapparat durch die Kälteeinwirkung gestört.

Die Photosynthese von *Lamium galeobdolon* im Lauf eines ganzen Jahres wurde von KABEN (1959) untersucht. Er fand, daß die Pflanzen sich im Sommer in einem Hungerzustand befanden. Die höchsten Ausbeuten wurden im Herbst erreicht; im Winter war die Bilanz noch

positiv. Will man einen Anhaltspunkt für den Tagesbilanzausgleich des Stoffgewinns bei Schattenpflanzen am Waldboden, also unter sehr ungünstigen Lichtverhältnissen erhalten, so kann man die colorimetrische Bestimmung der Netto-Photosynthese benutzen.

Prinzip der Methode: Verwendet werden Rundkolben (500 ml) mit einem seitlichen Ansatz. In den Kolben werden 2–3 ml einer Reaktionslösung mit Kresolrot eingefüllt, die in einem Liter 87 mg NaHCO₃, 7,43 g KCl und als Indikator 10mg Kresolrot enthält. Darauf läßt man die offenen Kolben eine Stunde in normaler Luft stehen, damit die NaHCO₃-Lösung sich ins Gleichgewicht mit der Luftkohensäure setzt und das Kresolrot den entsprechenden Farbton annimmt (pH-Wert je nach Temperatur 7,9–8,1). Für die Ablesung wird die Lösung in den Ansatz des Kolbens gebracht und mit den Standardindikatoren in Reagenzgläsern für die verschiedenen pH-Werte verglichen (WALTER 1960, Standortslehre S. 377).

Durchführung der Messung: Nach Sonnenuntergang werden in die Rundkolben die ganzen zu untersuchenden Pflänzchen mit Wurzeln aus der Krautschicht oder die unteren Zweige der Sträucher in den Kolben eingebracht. Der Kolben wird verschlossen, genau an dem Standort der Versuchspflanzen ausge-

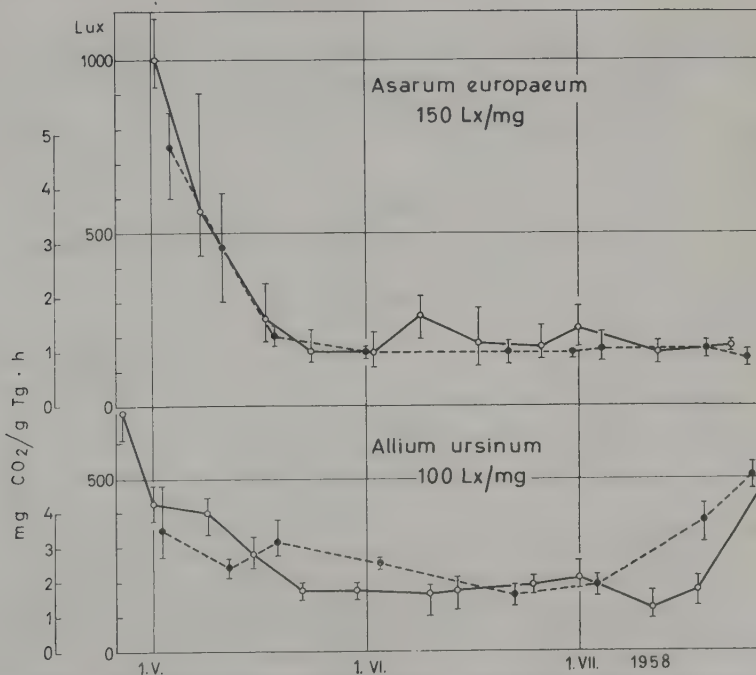


Abb. 85: Lichtkompensationspunkte in Lux (dicke Linie) und Dunkelatmung in mg CO₂ pro g Trockengewicht und Stunde (gestrichelte Linie) von *Allium ursinum* und *Asarum europaeum* in einem Laubwald (nach LIETH 1960).

legt. In der Nacht atmen die Pflanzen, so daß der CO_2 -Gehalt im Kolben ansteigt und der pH-Wert der Indikatorlösung sinkt, z. B. bis 7,5 (Indikator verfärbt sich nach gelb). Nach Sonnenaufgang beginnt die Photosynthese, der CO_2 -Gehalt im Kolben nimmt ab und der pH-Wert steigt. Wenn dieser den Ausgangswert vom Abend bei Einbringung der Pflanzen wieder erreicht, ist der *Tagesbilanzausgleich* (TBA) erfolgt, d. h. der Stoffverlust durch die Atmung in der Nacht kompensiert, so daß die weitere Photosynthese einen Stoffgewinn für die Pflanze erbringt. Je früher der TBA eintritt, desto größer ist der Stoffgewinn. Unter sehr ungünstigen Bedingungen wird der TBA über-

haupt nicht erreicht, d. h. die Pflanze erleidet an solchen trüben Tagen Stoffverluste. Die Versuche können nur im tiefen Waldschatten durchgeführt werden, da bei Einstrahlung eine Überhitzung der Kolben eintritt.

Kleinste Umsetzungen können auf diese Weise erfaßt werden, für größere Pflanzen ist die Methode nicht brauchbar, weil dann der CO_2 -Gehalt der Luft im Kolben nachts unnatürlich stark ansteigt, während ein geringer CO_2 -Anstieg durchaus den natürlichen Verhältnissen am Waldboden entspricht (vgl. Abb. 87).

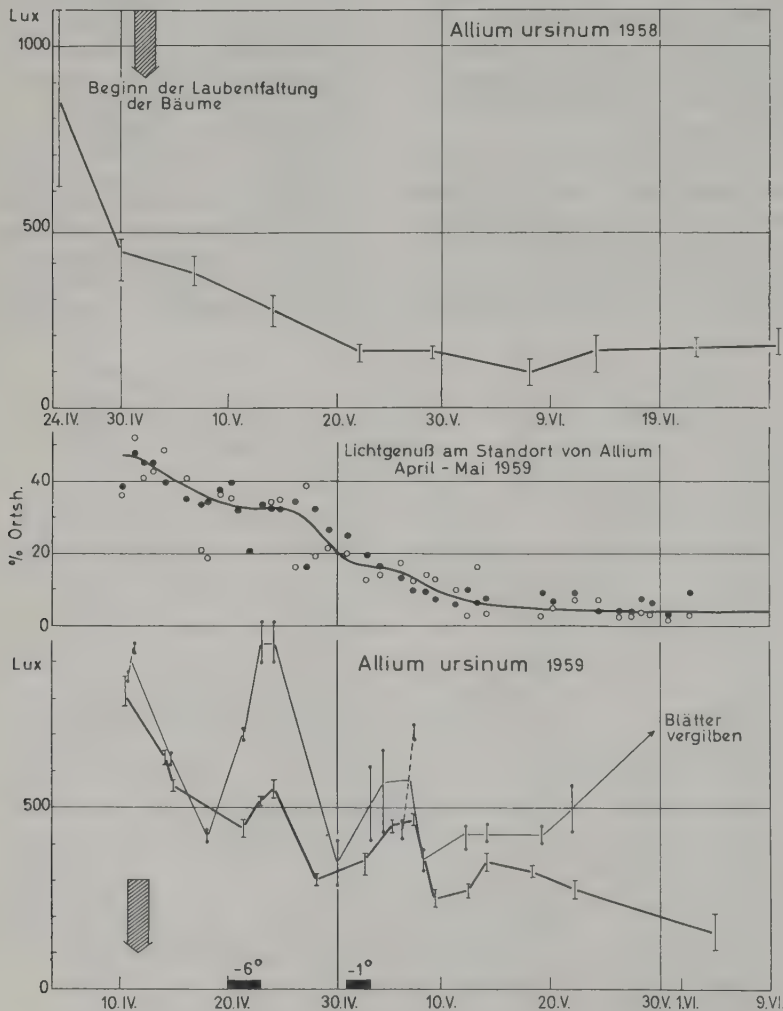


Abb. 86: Lichtkompensationspunkte von *Allium ursinum* 1958 (oben) und zum Vergleich 1959 mit 2 Frostperioden (unten) ● ○ Lichtgenüßmessungen mit 2 verschiedenen 6 m von einander entfernten Luxmetern im *Allium*-Bestand. 1959 bedeutet die dicke Linie Messungen mit Pflanzen am schattigen Standort, die dünne Linie mit ins Freie verpflanzten, bei denen sich der Frost viel stärker auswirkt und die früher vergilben (nach LIETH 1960).

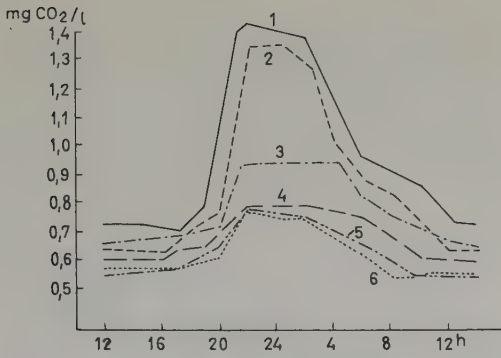


Abb. 87: Tägliche Schwankungen des CO₂-Gehalts in einem Kiefernbestand (Mittel für Juni–Juli), II Bonität, 70–80 Jahre alt, Kronenschluß 0,7 (nach KOBAK 1964). 1) an Bodenoberfläche, 2) 15 cm darüber, 3) 1,3 m darüber, 4) an der Kronenbasis 5) im Kronenraum, 6) 2–3 m über den Kronen.

Einige Ergebnisse mit dieser sehr einfachen Feldmethode (SIEB unveröffentlicht) zeigen die Abb. 88–90.

In den mitteleuropäischen Wäldern findet bei den Waldbodenpflanzen bei sehr schlechten

Lichtverhältnissen eine Anpassung dadurch statt, daß die Atmung sehr stark herabgesetzt wird, so daß die CO₂-Umsätze sehr gering bleiben. Sie tritt nur bei *Hedera helix* und *Fragaria* nicht ein, ist dagegen sehr ausgesprochen bei *Dryopteris filix-mas*, *Anemone nemorosa*, *A. hepatica*, *Viola silvatica*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum*, *Convallaria majalis* und bei den Baumsämlingen von *Fagus*, *Carpinus*, *Quercus petraea* und *Abies alba*. Es konnte sogar festgestellt werden, daß schon eine Schlechtwetterperiode vor der Belaubung des Waldes eine Herabsetzung der Atmung bewirkt und diese bei einer folgenden sonnigen Periode wieder intensiver wird (Abb. 88, *Anemone hepatica*). Man gewinnt somit den Eindruck, daß die Herabsetzung der Atmungsintensität direkt durch den Hungerzustand und somit niedrigen Kohlenhydratspiegel bewirkt wird. Die Abb. 89–90 zeigen einige Beispiele aus der großen Zahl der Bestimmungen. Wir weisen auf folgende Ergebnisse hin:

Für die Stoffproduktion der Waldbodenpflanzen ist nicht der Lichtgenuß (relative Beleuchtung) maßgebend, sondern die Tageslicht-

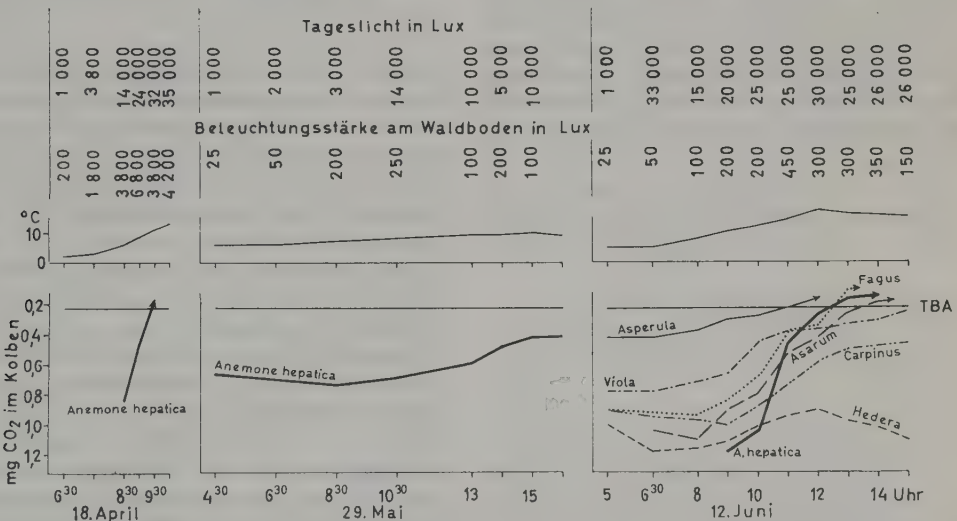


Abb. 88: Tagesbilanzausgleichs(TBA)-Versuche mit verschiedenen Waldbodenpflanzen. TBA wird erreicht, wenn die gesamte in der Nacht durch Atmung gebildete CO₂ wieder rückassimiliert ist, so daß im Kolben wieder die normale CO₂-Konzentration herrscht wie am Abend vorher. *Anemone hepatica* hat am 18. April nachts stark geatmet, aber TBA wird schon um 9.30 Uhr erreicht. Nach einer Schlechtwetter-Periode ist die Atmung in der Nacht zum 29. Mai sehr gering gewesen, aber TBA wird wegen der geringen Beleuchtungsstärke nicht erreicht. Am 12. Juni nach längerer Zeit guten Wetters ist die Atmung nachts wieder sehr intensiv; TBA wird um 12.30 Uhr erreicht, ebenso wie bei den *Fagus*-Jungpflanzen. An diesem Tage liegt der TBA-Punkt bei der schwach atmenden *Asperula* um 10.40 Uhr, bei *Asarum* um 13.30 Uhr, bei *Viola* nach 15 Uhr, während die Bilanz bei *Carpinus*-Jungpflanzen und *Hedera* negativ bleibt, Temperaturmessungen im Glaskolben am Waldboden (vgl. dazu Abb. 89–90).

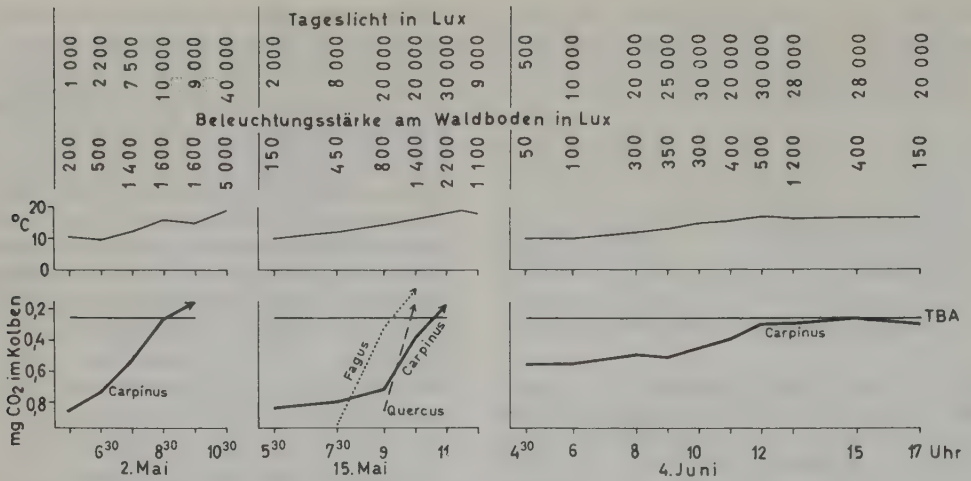


Abb. 89: Beispielen mit Baumkeimlingen an 3 verschiedenen Tagen.

summe am Waldboden. Es kann somit an sehr trüben Tagen schon vor der vollen Belaubung die Tagesbilanz (also die Rückassimilation des nachts ausgeschiedenen CO_2) nicht ausgeglichen sein. Andererseits werden nach der Belaubung die an die geringe Lichtintensität angepaßten Arten nur an hellen Tagen den Tagesbilanzausgleich erreichen, an regnerischen Tagen dagegen nicht. Bei *Hedera* und *Fragaria*, die ihre Atmung nicht wesentlich herabsetzen, wird im Sommer selten ein Ausgleich eintreten. Das

ist erst wieder im Herbst bei beginnendem Laubfall möglich (Abb. 90).

8.3.2 Abhängigkeit der Netto-Photosynthese von der Temperatur

Da die Netto-Assimilation die Differenz zwischen der Brutto-Photosynthese und der Atmung ist und die Atmung bei Temperaturerhöhung rascher ansteigt als die Brutto-Photosynthese, so ist die Abhängigkeit der Netto-Assimilation von der Temperatur sehr kompliziert. Der Quotient Q_{10} ist für die Atmung etwa 2,5, für die Photosynthese dagegen nur etwa 1,2*. Aus Abb. 91 ist zu ersehen, daß bei sehr niedrigen Lichtintensitäten die Netto-Assimilation bei 0°C höher ist, als bei 10° oder 20°C (a), bei mittleren Intensitäten (b) ist sie bei 10°C am höchsten, bei 20°C am niedrigsten und nur bei relativ hohen Lichtintensitäten (c) ist sie bei 20°C am höchsten und bei 0°C am niedrigsten. Ökologisch ist das von Bedeutung, weil tiefe Temperaturen im allgemeinen mit niedrigen Lichtintensitäten gekoppelt sind, z. B. bei uns in der kühlen Jahreszeit oder allgemein morgens und abends; im Polargebiet ist das im Sommer während der hellen Polarnächte der Fall. Die Polarpflanzen können somit die Nächte für die Stoffproduktion ausnutzen, selbst, wenn im Juli und August die Temperatur nachts unter 5°C

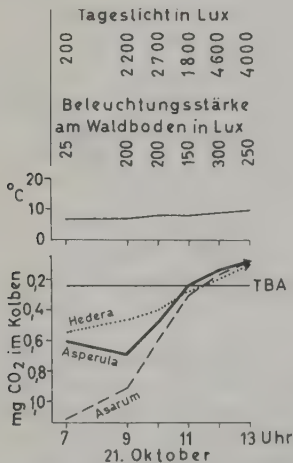


Abb. 90: Versuch an einem trüben Herbsttag, nachdem der Wald schon fast entlaubt ist. Alle 3 Arten erreichen den Tagesbilanzausgleich um etwa 11 Uhr, auch die jetzt sehr schwach atmende *Hedera* (vgl. 12. Juni auf Abb. 88).

* Q_{10} = Erhöhung der Reaktionsgeschwindigkeit bei Erhöhung der Temperatur um 10°C

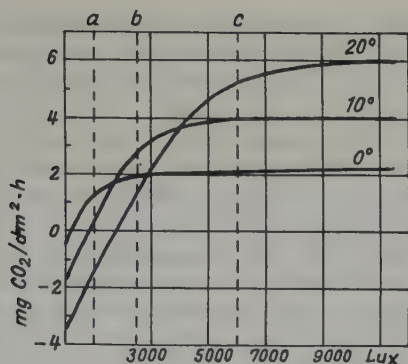


Abb. 91: Abhängigkeit der Netto-Assimilation von der Lichtintensität und der Temperatur (s. Kurven für 0°, 10° und 20°) bei normalem CO₂-Gehalt der Luft. Näheres im Text (nach MÜLLER, aus WALTER 1960).

absinkt. Die 24 Stunden anhaltende Stoffproduktion ist bei der Kürze der Vegetationszeit von nur 2–3 Monaten für die Pflanzen von Bedeutung – sie entwickeln sich sehr rasch. 1950 konnte man Ende Juli beobachten, daß *Epilobium angustifolium* in Mittelschweden sich noch im Knospenzustand befand, während es an der polaren Baumgrenze schon voll aufgeblüht war.

Für die Moose konnte STÄLFELT (1938) nachweisen, daß der Quotient Netto-Assimilation/Dunkelatmung mit steigender Temperatur abnimmt und am günstigsten bei 0°C ist. Berechnet man die Tagesausbeuten unter Berücksichtigung der normalen Tageslänge im Sommer und im Winter, so erkennt man, daß die größten Ausbeuten im Sommer bei hohen Temperaturen, im Winter dagegen bei tiefen Temperaturen liegen, d. h. der CO₂-Stoffwechsel der Moose ist so beschaffen, daß das Temperaturoptimum zu allen Jahreszeiten annähernd mit der tatsächlich herrschenden Temperatur zusammenfällt. Allerdings wird die Assimilation auch durch die Hydraturverhältnisse mit beeinflußt, die im Sommer für die Moose besonders ungünstig sind. Austrocknung hemmt an sich nicht nur die Photosynthese, sondern längere Trockenheit inaktiviert auch den Assimilationsapparat. Je länger dieser Zustand anhält, desto längere Zeit dauert es, bis die Assimilation unter günstigen Hydraturverhältnissen wieder in Gang kommt. Die größte Stoffproduktion zeigen die Moose deshalb im Herbst und im Frühjahr (ROMOSE 1940).

Obgleich die Flechten Doppelorganismen

sind, liegen die Verhältnisse bei ihnen ganz ähnlich wie bei den Moosen. Auch hier findet mit dem Wechsel der Jahreszeiten die Temperaturadaptation auf ähnliche Weise statt. Die Stoffproduktion ist bei ihnen im Sommer nicht höher als im Winter (STÄLFELT 1938).

Wir sehen somit, daß die Photosynthese noch bei Temperaturen möglich ist, bei denen praktisch kein Wachstum mehr stattfindet. Unter diesen Umständen werden die gebildeten Assimilate nicht als Baustoffe verbraucht, sondern häufen sich z. T. als Zucker an (ANDERSSON 1944). Vielleicht hängt damit die so auffallende Anthocyanbildung bei tiefen Temperaturen im Frühjahr zusammen (Anthocyan ist ein Glykosid).

Es erhebt sich nun die Frage nach der unteren Grenze der Stoffproduktion bei wintergrünen Pflanzen, also das Problem, ob diese das Licht an kalten, sonnigen Wintertagen photosynthetisch verwerten können.

Diese Frage wurde mit der Älvikschen Methode im kalten Winter 1946/47 und im milden Winter 1947/48 von ZELLER (1951) untersucht, und zwar für krautige wintergrüne Arten (Wintergetreide, Winterspinat und Ackersalat), für Nadelhölzer (Fichte) und den nicht sehr winterharten immergrünen Kirschlorbeer (*Prunus laurocerasus*). Im Winter 1946/47 waren in Hohenheim 3 Kälteperioden mit einer Reihe von Eistagen (Minima bis –20°C) zu verzeichnen, und zwar Mitte Dezember, Anfang Januar und Ende Januar bis Anfang März. Wir wollen zunächst das Verhalten des Winterweizens besprechen (Abb. 92).

Der Weizen war am 20. 10. 1946 aufgelaufen und befand sich den ganzen Winter unter natürlichen Bedingungen. Der Gaswechsel ruhte nur an 2 Versuchstagen (28. 1. und 31. 1.) ganz. Am 20. 12. und 17. 2. war keine Nachtatmung, aber eine gewisse Tagesassimilation festzustellen. Die Nachtatmung ist bis zu der ersten Kälteperiode noch erheblich, dann den ganzen Winter über sehr gering; sie setzt in einigen besonders kalten Nächten ganz aus, um im März wieder leicht anzusteigen. Die Assimilationsintensität ist bis Mitte Dezember beträchtlich, insbesondere am 30. 11., sinkt dann ab, übertrifft jedoch die Atmung und steigt im März mit zunehmender Temperatur rasch an. Die Zeit bis zum Tagesbilanzpunkt (TBP), vom Sonnenaufgang gerechnet, ist sowohl von der Atmung als auch von der Assimilation abhängig. Der TBP wird an kalten Tagen mit einer, wenn auch geringen Atmungsintensität während der langen Nächte und einer wenig intensiven Assimilation während der Kurztage am spätesten erreicht. Immerhin ist im Verlauf des gesamt-

ten Winters keine negative Tagesbilanz festzustellen, was auch die Kurve der prozentualen Trockengewichtszunahme deutlich zeigt. Die Stoffausbeute nimmt im März nach Abschluß der Kälteperiode plötzlich zu, und zugleich wird auch der Tagesbilanzausgleich 2 Stunden nach Sonnenaufgang erreicht. Eine nur sehr geringe Rolle spielt die Lichtintensität. Vom 24. bis 25. 2. lag Schnee. Dementsprechend wurden auch die Versuchskolben mit einer gleich dünnen Schneelage bedeckt, ohne daß eine merkliche Hemmung der Assimilation eintrat.

Im allgemeinen machen die Winterweizenpflanzen während des Winters keine Ruhezeit durch. Nur nach mehreren sehr kalten Tagen tritt vielleicht eine gewisse Inaktivierung ein. So assimilierten die Pflanzen am 31. 1. nicht, ob-

gleich die Temperatur im Versuchskolben auf 0°C stieg. Bringt man im Winter Weizenpflanzen in ein warmes Zimmer, so steigen die Assimilation und namentlich die Atmung stark an, aber sie erreichen doch nicht die Sommer-Intensität, was wahrscheinlich mit dem Abhärtungszustand zusammenhängt. Das Temperaturminimum der Assimilation wurde bei -3° und das der Atmung bei -7°C festgestellt. Wenn trotzdem an einigen Tagen zwar Assimilation, aber keine Atmung erkennbar war, so beruht es darauf, daß die Temperaturen nachts viel tiefer sind als tagsüber. Nur diesem Umstand hat man wohl auch die fast dauernd positive Stoffbilanz in den Wintermonaten zuzuschreiben.

Im Winter 1947/48 war nur eine einzige kur-

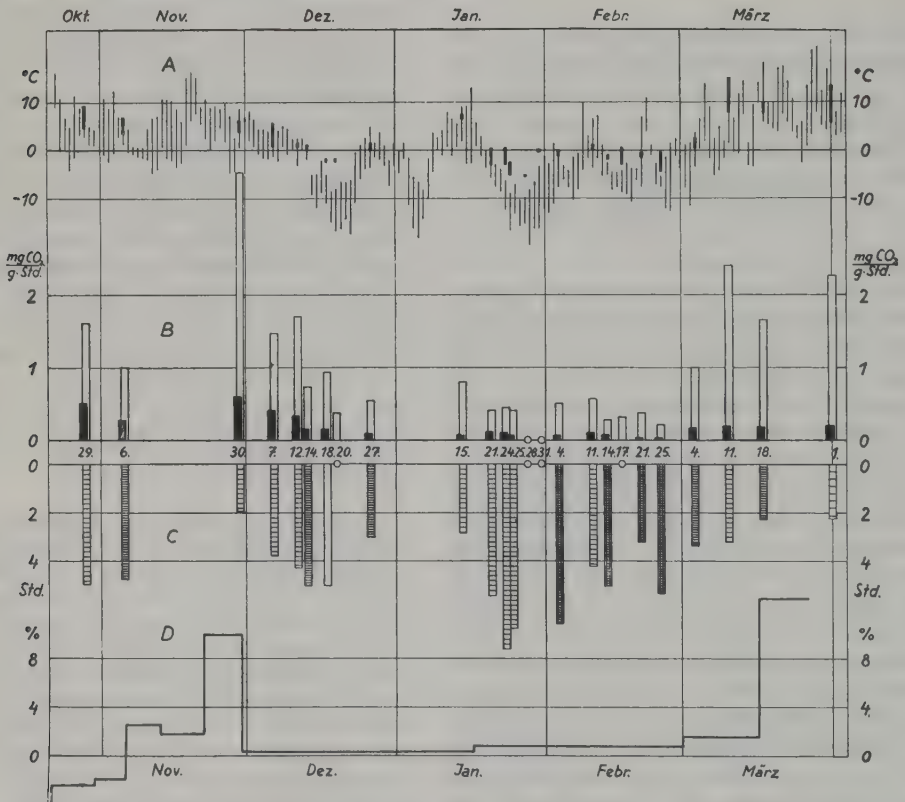


Abb. 92: Assimilation und Atmung von Winterweizen im kalten Winter 1946/1947. Erläuterungen (auch zu Abb. 93–96): *A* Temperaturamplitude im Freien – dünne Linien. Temperaturamplitude im Kolben – dicke Linien. *B* Assimilationsintensität – weiße Säulen. Atmungsintensität – schwarze Säulen (Zahlen sind mehr Relativwerte). *C* Tages-Kompensationszeit (die 0-Linie bedeutet den Zeitpunkt des Sonnenaufgangs nach MEZ) und Helligkeit während der Assimilation bis zum Tagesbilanzpunkt (TBP); Helligkeit in 5 Stufen durch die Dichte der Schraffur gekennzeichnet (nimmt mit deren Dichte ab). *D* Prozentuale tägliche Trockengewichtszunahme (Stoffgewinn); sie war bei den meisten Weizenkeimpflanzen bis Anfang November noch negativ (Ernährung auf Kosten des Endosperms). Nach ZELLER, aus WALTER 1960; ebenso die Abb. 93–96).

ze Kälteperiode vom 17. bis 26. 2. Dementsprechend lagen die Atmungs- und Assimilationswerte höher. Der Gaswechsel ruhte an keinem Tage und die Stoffproduktion war bedeutend größer. Während 1946/47 die tägliche Trockengewichtszunahme im Dezember und der ersten Januarhälfte im Mittel nur 0,4% betrug, erreichte sie 1947/48 im selben Zeitraum 2%.

Die Verhältnisse bei Wintergerste waren bis in alle Einzelheiten mit denen von Winterweizen identisch. Auch die von Winterspinat (*Spinacia oleracea*) und Ackersalat (*Valerianella olitoria*) sind nicht wesentlich verschieden. Das Verhältnis der Assimilation zur Atmung ist etwas günstiger und die Zeit bis zum Tagesbilanzpunkt deshalb ein wenig kürzer. Dafür sind beide Arten frostpfindlicher und verlieren einen Teil der Blätter.

Wesentlich anders als diese krautigen wintergrünen Arten reagiert die Fichte (*Picea excelsa*, Abb. 93): Auf den ersten Blick fallen hier die vielen Versuchstage mit fehlendem Gasaustausch auf (Kreise). Am 18. Dezember kann man noch nachts Atmung ($T = -6$ bis -12°) und am Tage Assimilation ($T = -2$ bis -6°)

feststellen, wenn auch in ganz minimalem Ausmaße. Die Minima liegen also ähnlich wie beim Weizen bei -7° bzw. -3° . Aber während der längeren Frostperiode vom 22. 1. bis 3. 3. ruht der Gaswechsel fast vollkommen, obgleich der Nullpunkt erreicht oder sogar überschritten wird (21. 2.). Die Fichte macht also eine ausgesprochene Winterruhe durch, wenn diese auch keine absolute ist (vgl. den 27. 12., 15. und 21. 1., 11. und 14. 2.). Auch im März wird der normale Gaswechsel noch nicht erreicht, obgleich die Temperatur bereits angestiegen ist. Im milderen Winter 1947/48 ist eine solche Winterruhe nicht feststellbar (Abb. 94). Nur nach Eistagen (18. 1., 18. und 20. 2.) und dem 29. 2. ruhte die Atmung. An einem Tage (19. 2.) konnte auch keine Assimilation festgestellt werden, obgleich die Temperatur 0° betrug. Die normalen Werte vom Herbst wurden nach diesem milden Winter bereits wieder am 6. 3. erreicht. Die Winterruhe der Fichte hängt also ganz von den Wintertemperaturen ab und dürfte in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet meist eine absolute sein. Am 25. Februar 1947, an dem der Gaswechsel draußen ruhte, zeigten in ein warmes Zimmer ge-

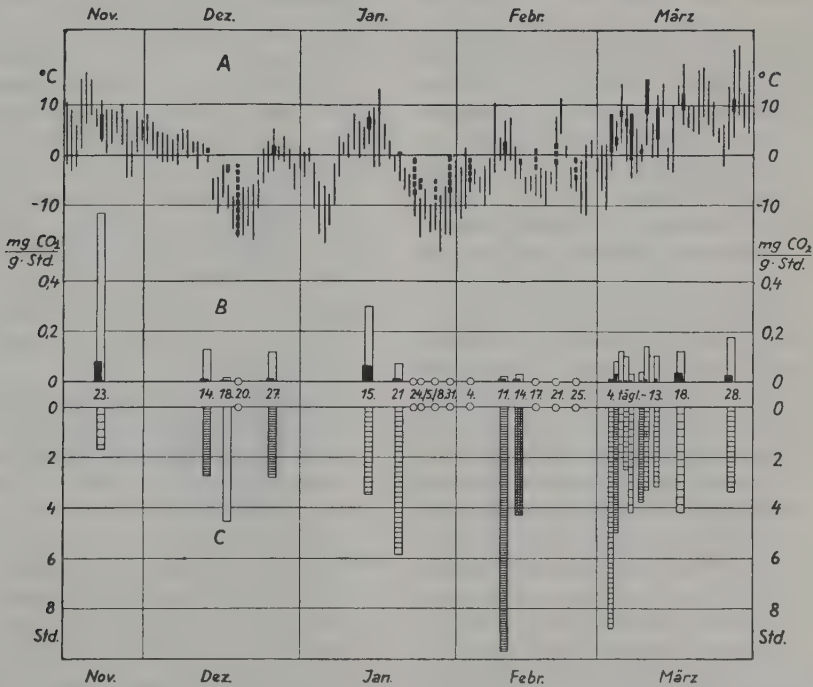


Abb. 93: Assimilation und Atmung von Fichtenzweigen im kalten Winter 1946/47. Erläuterungen wie bei Abb. 92.

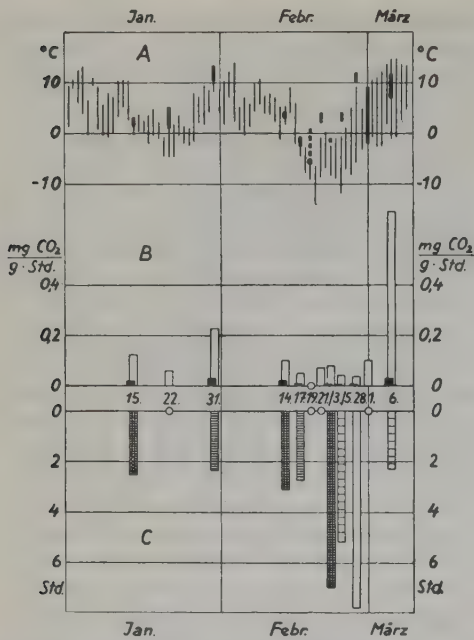


Abb. 94: Assimilation und Atmung von Fichtenzweigen im milden Winter 1947/48. Erläuterungen wie bei Abb. 92.

brachte Zweige der Fichte eine enorme Atmungssteigerung in der Nacht. Aber auch die Assimilation war am Tage noch so intensiv, daß um 14 Uhr der Tagesbilanzpunkt erreicht wurde. Berechnet man den Quotienten Assimilation/Dunkelatmung, so betrug er z. B. am 23. 2. 1948 im Zimmer bei 12° bis 16°C nur 4,6, dagegen im Freien 27 bei -1,5° bis -3°. Er ist somit in den Wintermonaten bei tiefen Temperaturen relativ sehr viel günstiger als bei Zimmertemperatur.

Das Assimilationsvermögen und die Respiration der Fichte (*Picea excelsa*) aus verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra*) an der alpinen Waldgrenze wurden genauer von PISEK u. WINKLER (1958) untersucht. Auch sie finden, daß die Winterruhe bei dauernd tiefen Temperaturen in höheren Lagen viel ausgesprochener ist. An der Waldgrenze beträgt sie 4–5 Monate. Das Chlorophyll der besonnten Zweige wird dabei zum Teil zerstört und muß erst bei Wiedererwärmung regeneriert werden. Aber auch dann erreicht die Photosynthese in der Wärme nicht die Sommerwerte, auch die Atmung bleibt relativ schwach. Erst nach Aufhebung der Winterruhe im Frühjahr arbeitet der Assimilationsapparat wieder normal. Die jährliche Stoffpro-

duktion an der Waldgrenze ist relativ klein; denn selbst im Sommer ist hier das Assimilationsvermögen, zum Teil wegen einer intensiveren Atmung, geringer als bei niedrigerer Höhenlage.

Der Kirschlorbeer (*Prunus laurocerasus*), der in Gebieten mit sehr mildem Winter beheimatet ist und in Mitteleuropa öfters Frostschäden erleidet, gehört einem dritten Typus, dem der wintergrünen Laubbölder, an. Während der Kälteperiode im Januar bis März 1947 ruhte bei ihm zunächst der Gaswechsel auch ganz, dann aber wurde die Bilanz sogar negativ, weil eine Atmung nachts stattfand, aber keine Photosynthese am Tage (Abb. 95). In einzelnen Fällen wurde sogar am Tage eine CO₂-Ausscheidung beobachtet. Wahrscheinlich stieg durch die Lichteinstrahlung die Atmung weiter an und übertraf die reelle Assimilation. Einen sehr starken Atmungsanstieg zeigten auch ins Zimmer gebrachte Zweige. In einzelnen Fällen wurde der Tagesbilanzpunkt nicht erreicht. Bei geringen Lichtintensitäten konnte hierbei ebenfalls CO₂-Ausscheidung beobachtet werden.

Mit dem Temperaturanstieg im März trat, jedoch erst ab 18. 3., wieder normaler Gaswechsel ein (Abb. 95). Frostschäden konnten an den Versuchsträuchern nicht beobachtet werden, wohl aber an einigen sonnig stehenden Exemplaren.

Im milden Winter 1947/48 ruhte der Gaswechsel nur während der Kälteperiode vom 18.–25. 2., aber negative Bilanz war nicht festzustellen (Abb. 96).

Wir können folgende 3 Typen von wintergrünen Pflanzen unterscheiden:

1. Wintergrüne Arten, die keine Winterruhe besitzen, sich an extrem kalten Tagen passiv verhalten, jedoch jeden warmen Tag sofort für die Stoffproduktion ausnutzen (krautige Wintergrüne).
2. Wintergrüne Arten, die sich in milden Wintern wie die unter 1. genannten Pflanzen verhalten, bei längerer Kälteperiode jedoch in eine Winterruhe verfallen und dann selbst bei Temperaturen etwas über 0°C keinen Gaswechsel zeigen (Nadelhölzer).
3. Frostempfindliche Wintergrüne, die während kurzer Kälteperioden keinen Gaswechsel aufweisen, bei längeren jedoch Stoffverluste erleiden, und zwar durch nicht am Tage kompensierte Nachtatmung oder sogar durch CO₂-Ausscheidung bei Licht (Arten vom Typus des Kirschlorbeers).

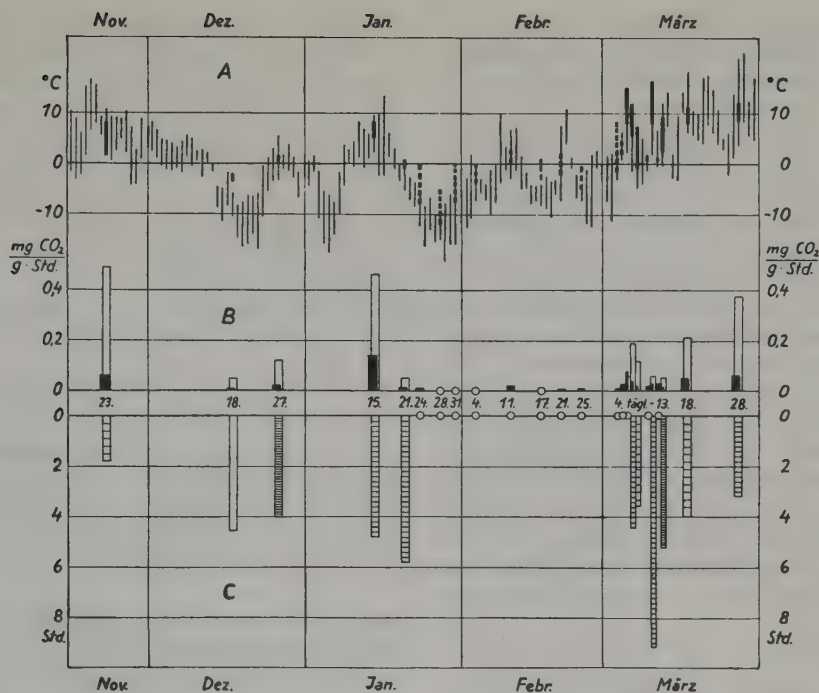


Abb. 95: Assimilation und Atmung von Kirschlorbeer (*Prunus laurocerasus*) im kalten Winter 1946/47 mit zum Teil negativer Stoffbilanz (nach ZELLER). Erläuterungen wie bei Abb. 92.

Die bei uns kultivierten immergrünen Exoten gehören entweder zu 2. oder zu 3., je nach ihrer Winterhärte.

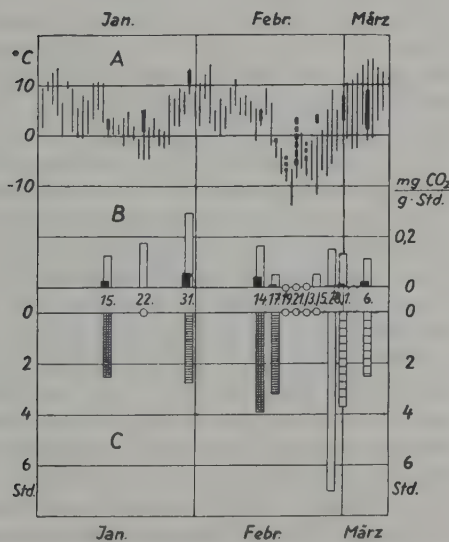


Abb. 96: Atmung und Assimilation von Kirschlorbeer im milden Winter 1947/48. Erläuterungen wie bei Abb. 92.

Das absolute Temperaturminimum für die Assimilation scheint bei -2° bis -3° und für die Atmung bei -6° bis -7° zu liegen. Ältere Angaben, nach denen eine Assimilation noch bei -20°C , ja -40° möglich ist, dürften auf methodischen Fehlern beruhen. PISEK u. REHNER (1958) untersuchten die Frage des Temperaturminimums auf breiterer Grundlage, indem sie den Kompensationspunkt in Abhängigkeit von der Temperatur bei normalem CO₂-Gehalt und 3300 Lux bestimmen. Sie finden ebenfalls Werte zwischen -2° und -4°C . Nur bei den mediterranen *Arbutus*, *Olea* und *Laurus* wurde CO₂-Aufnahme noch bei -6°C beobachtet, nur wenig über der Temperatur, bei der sie durchfrieren und geschädigt werden. Die Frostresistenten (*Picea*, *Pinus* u. a.) hören also früher auf zu assimilieren, halten aber dafür das Gefrieren und tiefe Temperaturen ohne Schaden aus, weil sie vor Eintritt der Frostperiode eine «Abhärtung» erlangen.

Die Verhältnisse in den Tropen wurden bis auf den Kompensationspunkt im montanen Nebelwald noch nicht genauer untersucht (vgl. Bd. 2, ZB. 1).

8.3.3 Abhängigkeit der Netto-Photosynthese vom CO_2 -Gehalt der Luft und vom Wind

Abgesehen vom Licht und von der Temperatur spielt auch der CO_2 -Gehalt der Luft für die Stoffproduktion eine große Rolle. Bekanntlich beträgt der mittlere Gehalt der Luft 0,03 Vol.-% oder 0,57 mg pro Liter. Aber wie LUNDEGARDH (1924) nachdrücklich betonte, ist er nicht so konstant, wie man früher annahm. Wir wollen deshalb die Abhängigkeit der Photosynthese von der CO_2 -Konzentration besprechen.

Betrachten wir die Assimilationskurve in Abhängigkeit vom CO_2 -Gehalt der Luft bei einer Lichtintensität, die dem Tageslicht entspricht (Abb. 97), so erkennen wir, daß der normale Gehalt von 0,03 % sich im Minimumbereich der Wirkung befindet. Jede Erhöhung des CO_2 -Gehaltes bedingt somit eine starke Steigerung der Assimilation.

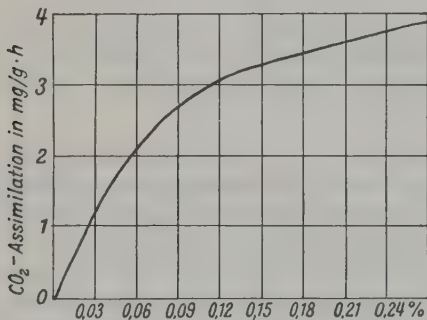


Abb. 97: Abhängigkeit der CO_2 -Assimilation von dem CO_2 -Gehalt der Luft (in Vol.-%) bei Kiefernadeln (nach STÄLFELT, aus WALTER 1960).

Aber auch bei abgeschwächtem Tageslicht, dem die Schattenpflanzen ausgesetzt sind, ruft eine CO_2 -Zunahme stets eine erhöhte Assimilation hervor (Abb. 98), sowohl bei geringen Lichtintensitäten als insbesondere auch bei Intensitäten über 10 % des maximalen Tageslichts, wie sie oft in Lichtflecken vorkommen. Bei normalem CO_2 -Gehalt ist bei 10 % Lichtgenuß schon die maximale Assimilationsleistung erreicht, und die Ausnutzung höherer Lichtintensitäten ist nur bei höherem CO_2 -Gehalt möglich. Daraus folgt, daß die CO_2 -Konzentration der Luft ein sehr wichtiger ökologischer Faktor ist.

Auch andere Faktoren beeinflussen die Photosynthese der Landpflanzen in starkem Maße.

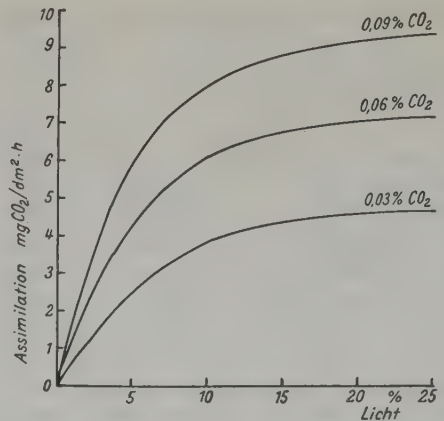


Abb. 98: Abhängigkeit der CO_2 -Assimilation der Schattenpflanze *Oxalis acetosella* vom Licht (in % des maximalen Tageslichts) und vom CO_2 -Gehalt der Luft. Die Kurven müßten etwas unterhalb von 0 beginnen (nach LUNDEGÄRDH, aus WALTER 1960).

Da es sich bei der CO_2 -Aufnahme um einen Diffusionsvorgang handelt, so wird sie um so intensiver vor sich gehen, je größer das Diffusionsgefälle ist. Bei ganz ruhiger Luft müssen die Luftschichten in der Nähe von assimilierenden Blättern an CO_2 verarmen. Ein leichter Wind (unter $2 \text{ m} \cdot \text{sec}^{-1}$), der eine Durchmischung der Luftschichten bewirkt und Luftschichten mit normalem CO_2 -Gehalt an das Blatt heranbringt, erhöht deshalb die CO_2 -Assimilation sehr wesentlich (DENEKE 1931). Dieser Faktor wird bei den Assimilationsmessungen mit in Kammern eingeschlossenen Blättern nicht genau berücksichtigt, was zu gegenüber natürlichen Verhältnissen abweichenden Werten führen kann.

Die CO_2 -Absorption durch das Blatt ist bei unveränderter Spaltenweite ein rein physikalischer Vorgang. Zur Erfassung der physikalischen Komponente der Transpiration ersetzt man das Blatt durch ein feuchtes grünes Filtrierpapier (Standard-Piche-Evaporimeter) und mißt die Verdunstung. Ebenso kann man die Standortsbedingungen hinsichtlich der physikalischen Komponente der CO_2 -Assimilation bestimmen, indem man das CO_2 aufnehmende Blatt durch ein Gefäß mit CO_2 absorbierender Kalilauge ersetzt. Die Voraussetzung ist, daß die Absorption der CO_2 durch die Kalilauge dieselbe Abhängigkeit von der Luftbewegung zeigt, wie sie DENEKE (1931) für das assimilierende Blatt fand. – Entsprechende Versuche zeigten (WALTER 1952), daß offene mit KOH

gefüllte Schälchen ungeeignet sind. Die Abhängigkeit vom Wind ist zu gering und das Arbeiten im Gelände zu umständlich. Dagegen erwiesen sich 200-ccm-DIN-Joghurtflaschen von 11,8 cm Höhe und einer oberen Öffnung von 3,5 cm Durchmesser mit 10 ml einer $\frac{1}{2}$ n KOH

als sehr geeignet (Abb. 99). Beim assimilierenden Blatt steigt die CO₂-Absorption bis zu einer Windgeschwindigkeit von 2–3 m.sec⁻¹ auf das 3fache an. Bei den oben genannten Absorptionsgefäßen wurde folgende Abhängigkeit gefunden:

	Windgeschwindigkeit	Ruhe	1 m.sec ⁻¹	3 m.sec ⁻¹
Relative CO ₂ -Absorption	Standardflasche wie oben	100	277	315
	Zum Vergleich offene Schale	100	137	135

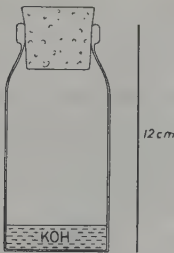


Abb. 99: Standardgefäße zur Absorption der Luftkohlensäure.

Beim Schälchen wird schon bei 1 m/sec die maximale Absorption erreicht, und der Anstieg gegenüber ruhiger Luft beträgt nur 30–40%. Die Standardflaschen haben außerdem den Vorteil, daß man die KOH im Laboratorium einfüllen kann. Die Flaschen werden dann mit einem Gummistopfen verschlossen zum Versuchszplatz gebracht, dort geöffnet und nach Beendigung des Versuches wieder verschlossen ins Laboratorium zurückgetragen. Die Bestimmung der absorbierten CO₂ erfolgt durch Titration in der Flasche selbst. Titriert wird entweder mit $\frac{1}{10}$ n oder $\frac{1}{4}$ n HCl, zunächst mit Phenolphthalein als Indikator. Dabei wird die überschüssige KOH neutralisiert und das gebildete K₂CO₃ in KHCO₃ übergeführt. Zu der gerade entfärbten Lösung fügt man darauf Methylorange als Indikator hinzu und titriert bis zum Umschlagspunkt nach rosa zu Ende. Die doppelte Zahl der bei der Titration mit Methylorange verbrauchten ccm $\frac{1}{10}$ n HCl entspricht der gesamten in der Lösung vorhanden gewesenen K₂CO₃-Menge. Multipliziert man diese Zahl mit 2,2, dann erhält man die mg CO₂, die die Lauge während des Versuchs absorbierte. Es ist notwendig, eine Blindprobe zu machen, da die Kalilauge gewöhnlich schon etwas Karbonat enthält.

Beispiel: Die 10 ccm $\frac{1}{2}$ n KOH entsprechen 50 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl.

Verbraucht bei Titration mit Phenolphthalein 39,62 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl

Verbraucht bei Titration mit Methylorange 10,36 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl

Ab Verbrauch mit Methylorange bei Blindprobe 0,86 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl

Differenz (Methylorange) 9,5 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl

An CO₂ absorbiert: $9,5 \times 2 = 19$ ccm $\frac{1}{10}$ n H₂CO₃ = $19 \times 2,2 = 41,8$ mg CO₂.

Die Genauigkeit der Titration ist sehr groß, dagegen zeigen Parallelproben bei Aufstellung draußen eine gewisse Streuung. Bei Benutzung von 10 Flaschen wurde in Hohenheim z. B. als Mittelwert gefunden:

auf einem Balkon 24,89 ± 0,22 mg CO₂

auf nacktem Boden 19,27 ± 0,35 mg CO₂

Es ist ratsam, an einem Standort nicht unter 3 Flaschen aufzustellen, besser sind 5.

Wie fein diese Methode auf den CO₂-Gehalt der Luft reagiert, zeigt folgender Vorversuch:

Absorption während 3 Stunden

im leeren Raum 4,6 mg CO₂

im vollbesetzten Hörsaal 43,4 mg CO₂

Einige Absorptionsmessungen in verschiedenen Beständen und in verschiedener Höhe über dem Boden seien hier als Beispiel aufgeführt (WALTER und ZIMMERMANN 1952). Wir müssen dabei immer berücksichtigen, daß die CO₂-Absorption von verschiedenen Faktoren abhängt, nicht nur von der CO₂-Konzentration, sondern auch von der Luftbewegung. Die Bestimmung des CO₂-Gehalts allein gibt uns deshalb noch keinen Anhaltspunkt für die Bedingungen der CO₂-Absorption durch assimilierende Blätter.

Absorptionsmessungen in der freien Atmosphäre (8 m über dem Boden) von November 1950 bis Oktober 1951 zeigten zwar starke Ta-

gesschwankungen, aber keinen bestimmten Jahresgang. Nur im März bis April liegen sie besonders hoch, was wohl auf den Temperaturanstieg zurückzuführen ist. Ebenso zeigen die Tagesschwankungen keine eindeutige Beziehung zu einem bestimmten Witterungsfaktor, doch ergibt sich zeitweise eine enge Korrelation zur Windstärke, zu anderen Zeiten aber auch zur Temperatur und Strahlung. Die Absorption während der Nachtstunden ist nicht wesentlich von der während der Tagesstunden verschieden. Wenn sie nachts häufig etwas tiefer liegt, so ist das durch die im allgemeinen geringere Luftbewegung zu erklären. Sehr auffallend ist, daß die Absorption über unbewachsenen Ackerböden in der Nacht stets höher ist als am Tage, was mit einer stärkeren Bodenatmung zusammenhängt (vgl. S. 170).

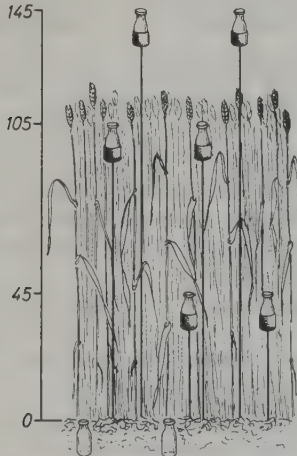


Abb. 100: CO₂-Absorptionsversuch im Weizenfeld. Verteilung der Absorptionsgefäße.

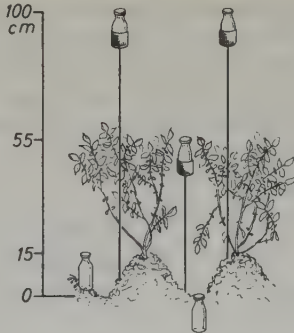


Abb. 101: Aufstellung der Absorptionsgefäße bei Versuchen im Kartoffelfeld.

Wichtiger sind für uns die Verhältnisse in Pflanzenbeständen in verschiedener Höhe über dem Boden. Abb. 100–102 zeigen die Aufstellung der Absorptionsgefäße in einem Weizenfeld und in einem Kartoffelacker. Die Ergebnisse der Messungen im Weizenfeld gehen aus Abb. 102 hervor. Am Tage nimmt die Absorption mit zunehmender Höhe über dem Boden zu. Der Unterschied zwischen der Absorption an der Oberfläche des Bestandes und darüber ist nur gering. Die tieferen Werte in Bodennähe sind auf die geringere Luftbewegung zurückzuführen. Die Nachtwerte sind für die Photosynthese ohne Interesse. Auffallend ist nur, daß die höchste Absorption nachts an der Bodenoberfläche festgestellt wurde. Das kann nur durch eine starke Anreicherung des Kohlendioxys am Boden bei fehlender Turbulenz bedingt sein (vgl. CO₂-Gehalt der Luft in einem Kiefernbestand auf Seite 155, Abb. 87).

Die Ergebnisse in verschiedenen Beständen seien in folgender Tabelle zusammengefaßt:

Tab. 16: Relative CO₂-Absorptionswerte in verschiedenen Beständen von Feldfrüchten. Die Öffnung des Gefäßes befand sich bei 1 an der Bodenoberfläche, 2 im Bestand, 3 an der Oberfläche des Bestandes, 4 darüber (bei Mais war 3 und 4 noch im Bestand).

Bestand	Messungen in cm Höhe				Absorption am Tage				Absorption nachts			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
Weizen	0	45	105	145	34	65	96	100	127	55	88	100
Raps	0	40	105	165	37	64	76	100	89	49	52	100
Rüben	0	15	40	85	44	60	100	111	87	80	100	
Hafer u. Erbsen	0	40	80	110	36	69	94	100	156	76	90	100
Kartoffel	0	15	55	100	34	49	83	100	100	69	71	100
Klee	0	–	40	100	40	–	69	100	110	–	64	100
Wiese	0	15	40	65	34	50	86	100	201	141	71	100
Wiese (dicht)	0	15	–	75	48	–	100	220	155	–	100	
Mais (2 m hoch)	0	40	110	150	55	80	94	100	188	101	92	100

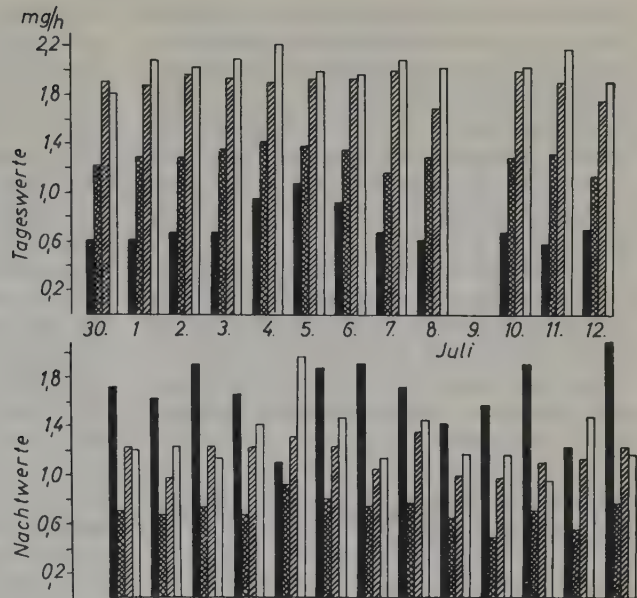


Abb. 102: CO₂-Absorption im Weizen vom 30. Juni bis 12. Juli (oben am Tage, unten nachts). Schwarze Säulchen an der Bodenoberfläche, Kreuzschraffur in 45 cm Höhe, einfach schraffiert in 105 cm Höhe, weiße Säulchen über dem Bestand in 145 cm Höhe.

Wir erkennen daraus, daß für ein assimilierendes Blatt die CO₂-Absorptionsbedingungen, abgesehen vom Licht, mit zunehmender Höhe im Pflanzenbestand immer günstiger werden, wohl infolge der stärkeren Luftbewegung. Dieselben Verhältnisse lassen sich in einem Laubholzbestand mit Gebüschunterwuchs und einer Krautschicht nachweisen. Die relative Absorption betrug in letzterer:

Höhe über Boden (in cm)	0	40	80	110
Absorption am Tage	32	46	91	100
Absorption in der Nacht	87	44	83	100

Wir wissen weiterhin, daß die Diffusion des CO₂ aus der Luft in das Blattinnere durch die Spaltöffnungen vor sich geht; denn eine direkte Diffusion durch die Kutikula und die Epidermis kommt nicht in Frage. STÄLFELT (1935) hat gezeigt, daß mit der Öffnungsweite der Spalten die CO₂-Assimilation steigt. Begrenzend wirken bei geringer Spaltenbreite und starkem Licht die Spalten, bei großer Spaltenweite und schwachem Licht das Licht. Bei großen Weiten und starkem Licht und bei geringen Weiten und schwachem Licht sind beide von gleicher Bedeutung. Bei Flechten ist die Durchlässigkeit der Pilzhyphenrinde maßgebend (RIED 1960).

Da aber die Spaltenweite ihrerseits von verschiedenen Außenfaktoren beeinflusst wird, wie

von der Feuchtigkeit der Luft und außerdem auch vom Wind, so müssen auch diese Faktoren indirekt die Assimilation beeinflussen (STOCKER 1937). Bei dem Hydraturfaktor kommt auch eine direkte Wirkung in Frage. So fand STOCKER (1954), daß bei den südalgerischen Wüstenpflanzen ein mittägliches Absinken der Assimilation nicht auf einem teilweisen Verschuß der Spalten zu beruhen braucht, sondern auf das steigende Wasserdefizit zurückzuführen ist.

Im Gegensatz dazu haben PISEK und WINKLER (1956) bei ihren Versuchen unter humiden Verhältnissen in den Alpen niemals eine Beeinflussung der Photosynthese durch Wassergehaltsabnahme bei offenen Spalten beobachtet. Nach STÄLFELT (1924) öffnen die Nadelhölzer in Schweden an sonnigen Tagen die Spalten um 7 Uhr und schließen sie schon um 12 Uhr (Fichte) oder 13.30 Uhr (Kiefer). Bei schlechtem Wetter bleiben sie länger offen. Die Assimilation sinkt deshalb bei anhaltend schönem Wetter und ist maximal nach Regentagen.

Schließlich spielen auch noch innere Faktoren eine Rolle: Assimilat-Anhäufung in den Blättern (KOSTYTSCHEW et al. 1926), die Vorgeschiechte der Pflanze. Letztere ist z. B. bei Moosen und Flechten eingehend untersucht worden, aber auch bei Höheren Pflanzen hat die Entwicklung unter trockenen oder feuchten Bedingungen einen Einfluß, ebenso die Stickstoff-

oder überhaupt die mineralische Ernährung (MÜLLER u. LARSEN 1935). Wir können jedoch über die ökologische Tragweite dieser physiologischen Versuche noch nichts Bestimmtes aussagen. Auf den Einfluß der Abhärtung, des Eintritts einer gewissen Winterruhe oder einer Art Schädigung durch vorhergehende Einwirkung tiefer Temperaturen hatten wir bereits hingewiesen.

Natürlich ist auch der Entwicklungszustand (Jugendstadium, Altern, Vergilben) nicht ohne Bedeutung für die CO_2 -Aufnahme oder plasmatische Faktoren (vgl. DRAUTZ 1935). Bei Nadelhölzern nehmen die Nadeln mit zunehmendem Alter immer mehr Schattenblattcharakter an (STÄLFELT 1924).

8.3.4 Der Kohlensäuregehalt der Luft und die Bodenatmung

Das Kohlendioxyd in der Luft bildet für die grüne Pflanze die Grundlage für die gesamte Kohlenstoffernährung. Es fragt sich, innerhalb welcher Grenzen der CO_2 -Gehalt der Luft sich ändert und ob diese Änderungen ökologisch von Bedeutung sind. Die wichtigste CO_2 -Quelle ist der Boden, aus dem die Kohlensäure an die bodennahe Luftschicht abgegeben wird. In dieser entfalten alle krautigen Pflanzen ihre Blätter, so daß sich der CO_2 -Umsatz zum Teil schon innerhalb der Vegetationsschicht vollzieht und

die Atmosphäre mehr als Reservoir dient (vgl. S. 3).

Sehr genaue Messungen über den Einfluß der Vegetation auf den CO_2 -Gehalt der Luft hat HUBER (1952) mit Hilfe des URAS durchgeführt. Nachts kann eine gewisse Anreicherung in Bodennähe eintreten (bis 0,039%), doch findet am Tage infolge der Turbulenz ein Ausgleich statt. Durch die Photosynthese wird ein vegetationsbedingter Tagesgang der Luft- CO_2 verursacht. Dagegen ist die Jahresamplitude äußerst gering (HUBER und POMMER 1954).

Angaben aus verschiedenen Klimagebieten zeigen keine wesentlichen Unterschiede des CO_2 -Gehalts der Atmosphäre. So fand z. B. STOCKER (1931) in den Tropen (Java) $0,59 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, MÜLLER (1928) auf Grönland etwa $0,55 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. Nur mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel nimmt der CO_2 -Gehalt pro Liter entsprechend dem geringeren Luftdruck ab. In den Alpen in 2600 m Höhe wurden $0,367 - 0,395 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ gemessen (CARTELLIERI 1940), auf der Pamir-Hochfläche in 4000 m Höhe nur $0,25 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ (BLAGOWESTSCHENSKI 1935). In letzter Zeit ist eine gewisse CO_2 -Gehaltszunahme durch die Verbrennung von Kohle und Öl in den Industriegebieten festgestellt worden.

Von ökologischer Seite wurde häufig auf die Bedeutung eines erhöhten CO_2 -Gehalts der Luft am Waldboden für die Photosynthese der Schattenpflanzen hingewiesen. Man darf die-

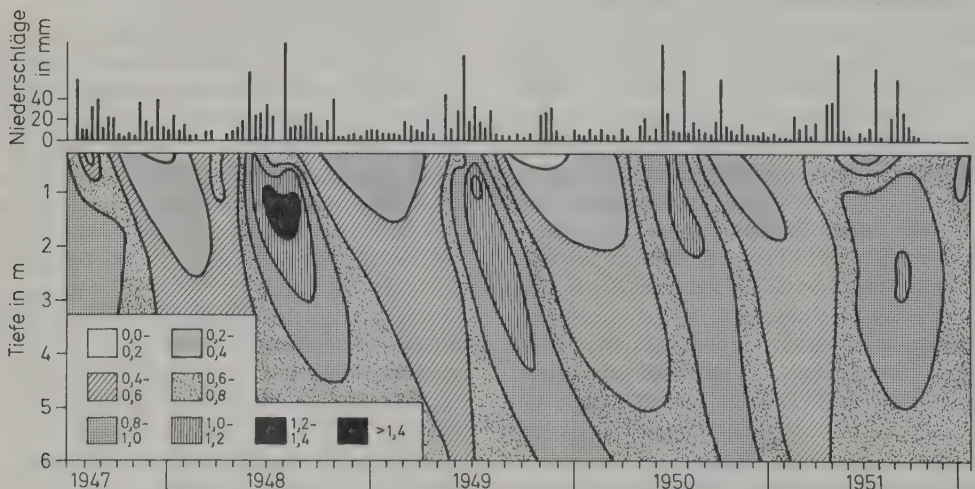


Abb. 103: Jahresgang des CO_2 -Gehalts in der Porenluft des Steppenbodens im Zentralen Schwarzerde-Schutzgebiet. CO_2 -Gehalt in Vol.-% der Bodenporenluft: 1. 0,0–0,2%, 2. 0,2–0,4%, 3. 0,4–0,6%, 4. 0,6–0,8%, 5. 0,8–1,0%, 6. 1,0–1,2%, 7. 1,2–1,4%, 8. > 1,4% (nach MAZKEVICZ, aus FEDOROV und GILMANOV 1980).

sen Faktor nicht überschätzen. Normalerweise wird am Tage durch die schon am frühen Morgen einsetzende Turbulenz der Luft das nachts angereicherte CO₂ in die höheren Luftschichten weggeführt. CO₂-Absorptionsmessungen (S. 164) haben ergeben, daß sich am Tage die geringe Luftbewegung in Bodennähe ungünstiger auswirkt, als die Begünstigung durch eine eventuelle CO₂-Anreicherung infolge der Bodenatmung, d. h. der CO₂-Diffusion aus dem Boden. Denn der CO₂-Gehalt der Bodenluft in den Poren ist stets bedeutend höher als in der bodennahen Luft; er nimmt mit der Bodentiefe zu und ist dauernd gewissen Schwankungen unterworfen. Ein deutlicher Anstieg erfolgt stets nach einem starken Regen. Als Beispiel bringen wir die Messungen im Boden der Wiesensteppe des Zentralen Schwarzerde-Naturschutzgebiets auf Abb. 103. Als Ursache haben wir die Umsetzungen im Boden anzusehen, die durch die lebenden Mikroorganismen beim Abbau der organischen Bodenbestandteile zu CO₂ hervorgerufen werden. Das gebildete Kohlendioxyd diffun-

diert, wie ROMELL (1922, 1939) nachgewiesen hat, aus dem Boden in die Atmosphäre. Es wird in $\text{mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ berechnet.

Die Voraussetzung für eine andauernde Bodenatmung ist eine ständige Zufuhr von organischen Stoffen. Diese werden durch die Photosynthese der Pflanzendecke erzeugt und dem Boden zugeführt. Wenn unter natürlichen Bedingungen der Abbau der organischen Substanz im Boden und ihre Erzeugung durch die grünen Pflanzen sich die Waage halten, dann ist die Bodenatmung stets gleich der gesamten von der Vegetationsdecke assimilierten CO₂-Menge abzüglich der Atmung der oberirdischen Pflanzenteile und der über dem Boden lebenden Organismen (Epiphyten, Parasiten, Tiere). Abb. 104 zeigt schematisch diesen Kreislauf des Kohlenstoffs in einer Pflanzengesellschaft. Die Assimilate der grünen Pflanze gelangen, soweit sie von den oberirdischen Organen nicht veratmet werden, früher oder später restlos in den Boden und zwar:

1. als tote Pflanzenteile (Streu),

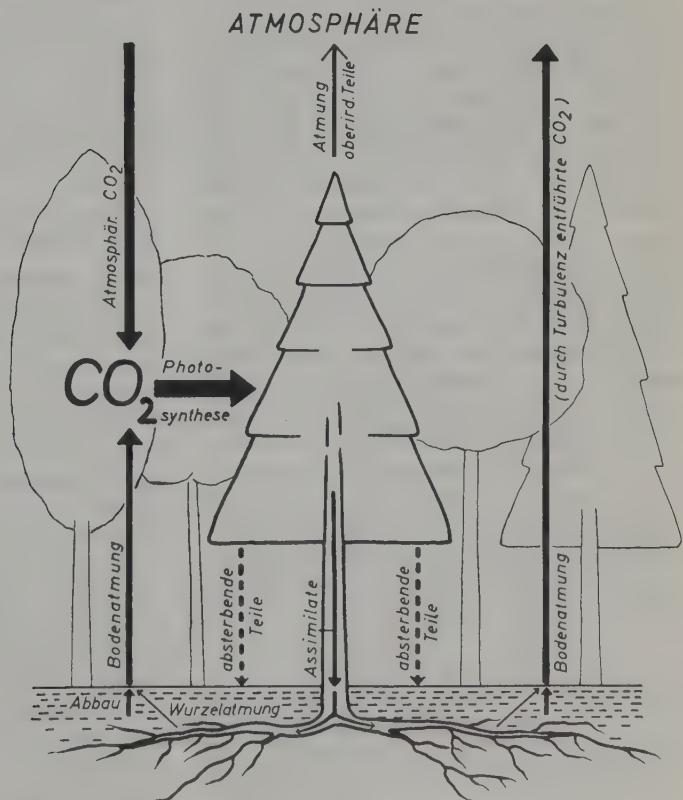


Abb. 104: Beziehungen zwischen der assimilierten CO₂ und der Bodenatmung in einer im Gleichgewicht befindlichen Pflanzengesellschaft (aus WALTER 1960).

2. als Assimilate, die den unterirdischen Organen zugeführt werden. Diese dienen a) der Wurzelatmung, b) als Baustoffe für die unterirdischen Organe, die mit der Zeit auch absterben, c) in Form organischer Ausscheidungen der Wurzeln und d) als Reservestoffe, die im Frühjahr wieder den oberirdischen Organen zugeführt werden.

Gewisse Verluste an CO_2 können durch die im Wasser gelösten und dem Grundwasser zugeführten Mengen entstehen. Auch organische Stoffe gehen auf diese Weise verloren. Außerdem wird dem Boden das bei der Wurzelatmung gebildete CO_2 zum Teil durch den Transpirationsstrom entzogen (s. unten). Dieses CO_2 wird jedoch meistens sofort wieder assimiliert. Zusätzliche CO_2 -Mengen werden ausgeschieden, wenn Säuren im Boden vorhandenes CaCO_3 auflösen. Doch dürften diese Vorgänge kaum ins Gewicht fallen.

Wir sehen somit, daß die Bodenatmung unter natürlichen Bedingungen eigentlich nicht durch den Boden bzw. dessen lebende Bestandteile bestimmt wird, *sondern durch die photosynthetische Tätigkeit der jeweiligen Pflanzendecke.*

ROMMEL (1932) hat deswegen mit Recht darauf hingewiesen, daß zwischen Rohhumus und Mullböden keine wesentlichen Unterschiede hinsichtlich der Bodenatmung vorhanden sind.

Wir wollen hier mehr die ökologischen Probleme behandeln, wobei wir auf die Arbeit von HABER (1958, 1959) verweisen, der einen geschichtlichen Überblick über das gesamte Problem und ein ausführliches Literaturverzeichnis bringt.

Von den verschiedenen Methoden zur Messung der Bodenatmung eignet sich die *Absorptionsmethode* für ökologische Zwecke am besten. Sie zeichnet sich durch Einfachheit aus und ergibt Summenwerte über 12 Tages- oder Nachtstunden. Wir geben sie in der von uns ausgearbeiteten (WALTER 1952) und von HABER (1958) verbesserten Form wieder.

Das aus dem Boden herausdiffundierende CO_2 wird unter einer Glocke durch Kalilauge absorbiert. Als Absorptionsgefäß dienen 200-ml-DIN-Joghurtflaschen (Abb. 99), als Absorptionsmittel 10 ml 1 n KOH. Die Stärke der Kalilauge in den Grenzen von $\frac{1}{2}$ n bis 2 n beeinflusst das Ergebnis nur wenig. Sie darf jedoch beim Versuch nicht über 80–90% hinaus verbraucht werden. Über die Bestimmung des absorbierten CO_2 vgl. S. 163. Zum Zudecken des Absorptionsgefäßes dient ein Blechzylinder von 25 cm Höhe, 22 cm lichtem Durchmesser und 380 cm² Grundfläche. Es sind die Maße der genormten 10-kg-Blechbehälter für

Marmelade usw. Diese Zylinder werden 5 cm tief in den Boden eingestochen. Unter ihnen steht auf einem Dreifuß 3 cm über dem Boden das Absorptionsgefäß mit der Kalilauge. Nach 12 Stunden wird es herausgenommen; durch Titration mit $\frac{1}{4}$ n oder $\frac{1}{10}$ n HCl bestimmt man die absorbierte CO_2 -Menge. Das Blechgefäß ist während des Versuches vor direkter Besonnung zu schützen, und unter ihm sind vor dem Versuchsbeginn alle oberirdischen Pflanzenteile zu entfernen.

Wie HABER durch Eichversuche zeigen konnte, entsprechen die absorbierten CO_2 -Mengen $75,0 \pm 4,65\%$ der vom Boden ausgeschiedenen Kohlensäure, wobei die Intensität der Bodenatmung keine Rolle spielt. Die durch Titration ermittelten Werte sind also mit $\frac{4}{3}$ zu multiplizieren.

Da der Boden stets sehr heterogen ist und die atmenden Wurzeln auch ungleichmäßig verteilt sind, schwankt die Bodenatmung auf geringsten Entfernungen sehr stark. Es empfiehlt sich deshalb, stets 5 Glocken aufzustellen und die 5 Werte zu mitteln. Bei fortlaufenden Messungen ist es zweckmäßig, jeden Tag die Stelle zu wechseln. Nur wenn der Boden keinen Pflanzenwuchs aufweist, kann man eine zweiteilige Glocke verwenden, von der der untere Teil dauernd im Boden verbleibt.

Für die Bodenatmung sind die Bodenhorizonte am wichtigsten, die am meisten organische Substanz enthalten, also die obersten. Das gilt auch für Rohhumusböden:

Relative Bodenatmungswerte	
Unverändertes Bodenprofil	100
Nach Entfernung von A_0 (10–15 cm Rohhumus)	49
Nach weiterer Abtragung von A_1 (6–9 cm, gut durchwurzelt, feucht)	21

An verschiedenen Standorten ist die Bodenatmung großen Schwankungen unterworfen. Diese hängen von den Umweltfaktoren ab, vor allen Dingen von der Temperatur und der Feuchtigkeit.

Die plötzliche Steigerung nach einem Regenfalle kann auf Verdrängung der Bodenluft durch das Regenwasser beruhen. Sonst ist die Aktivität der Mikroorganismen für die CO_2 -Bildung ausschlaggebend, und diese wird durch die Temperatur und die Hydratur beeinflusst. PRUSINKIEWICZ (1959) fand, daß unter 96% hy die Bakterientätigkeit im Boden ruht.

HABER (1959) hat die Bodenatmung in Beziehung zur Bakterienzahl gesetzt, die nach der Struggerschen fluoreszenzmikroskopischen Direktmethode ermittelt wurde. Es zeigt sich, daß bei Böden des offenen Geländes eine gute Parallelität besteht, bei Waldböden dagegen ist

das nicht der Fall, wahrscheinlich, weil in diesen die Pilze überwiegen. Letztere lassen sich bisher nicht quantitativ erfassen.

Will man die Bodenatmung verschiedener Bestände miteinander vergleichen, dann ist es notwendig, genügend lange Meßreihen durchzuführen, um gesicherte Mittelwerte zu erhalten.

Solche liegen zur Zeit kaum vor. Wir bringen die Maximalwerte, die bei etwa 800 Messungen nach der hier beschriebenen Methode erhalten wurden auf Seite 170.

ROMELL (1932) hatte schon früher festgestellt, daß alle 900 in Europa im Gebiet von 46°N–63°N gefundenen Werte der Bodenatmung zwischen 200 und 700 mg CO₂ · m⁻² · h⁻¹ lagen, von bestimmten, oft zitierten, aber wohl nicht den Tatsachen entsprechenden Lundegårdhschen Werten abgesehen (WALTER und HABER 1957). Von den in der Tabelle angeführten Werten liegen 2 Winterwerte, 2 Werte von sehr humusarmem Sandboden und ein Wert der Drau-Auen unter 200 mg. 2 Werte von Trockenrasen am Südhang bei Klagenfurt überschreiten 700 mg. Letzteres scheint sonderbar, da ja die Trockenrasen durchaus nicht zu den Gesellschaften mit hoher Stoffproduktion gehören. Aber man muß bedenken, daß es sich um kurzdauernde Maximalwerte bei guter Bodendurchfeuchtung und hoher Temperatur handelt. Im Jahresdurchschnitt dürften die Werte sehr niedrig sein.

Auf die Bodenatmung in den Tropen kommen wir in Band 2 zurück.

Zum Schluß sei darauf hingewiesen, daß die Tatsache einer erhöhten Bodenatmung in den Nachtstunden (s. S. 164) auch von HABER bestätigt wurde. Sie ist im Walde auffallender als im offenen Gelände und sehr ausgesprochen nach Tagen mit sonnigem Wetter, während bei trübem Wetter die Tag- und Nachtwerte kaum Unterschiede aufweisen. Die genauen Ursachen dieser Erscheinung sind noch nicht bekannt. Wir neigten dazu, eine höhere Atmung der Wurzeln nach sonnigen Tagen als Folge einer stärkeren nächtlichen Assimilatzufuhr anzunehmen. HABER weist auf eine andere Möglichkeit hin. An klaren Tagen ist die Transpiration sehr hoch, insbesondere beim Wald. Mit dem Transpirationsstrom kann CO₂ den Blättern zugeführt werden, die sonst als Bodenatmung mitgemessen würde. Dadurch müssen die Tageswerte der Bodenatmung gedrückt wer-

den, während nachts die Transpiration zu vernachlässigen ist.

Schließlich haben in Hohenheim durchgeführte Gefäßversuche gezeigt, daß bei offen stehenden Gefäßen, die sich nachts stark abkühlen, die Tageswerte höher sind, bei in den Boden eingegrabenen dagegen eine intensivere Bodenatmung sich meistens nachts bemerkbar macht. Es scheint also auch der Temperaturgang eine Rolle zu spielen. Diese Versuche sollten auch den Anteil der Wurzelatmung an der Gesamtbodenatmung klären: Verwendet wurde ein kalkarmer Buntsandstein-Ackerboden einerseits und Quarzsand andererseits. Dazu kam jeweils mineralischer Dünger (Volldünger). Ein Teil der Gefäße wurde mit Hafer bzw. Lupinen am Rande bepflanzt, der andere als Kontrolle ohne Pflanzen belassen. Über dem mittleren Teil der Gefäße stand der Blechzylinder mit dem Absorptionsgefäß darunter. Der Randteil der Bodenoberfläche wurde abgedichtet, so daß die gesamte ausgeschiedene Kohlensäure in den Blechzylinder gelangte. Die Differenz zwischen der absorbierten CO₂-Menge von den bepflanzten Gefäßen und den Kontrollen wurde als Wurzelatmung bezeichnet.

Bisher schätzte man den Anteil der Wurzelatmung auf 1/3 der Bodenatmung. Die Versuche zeigten, daß kein konstanter Anteil angegeben werden kann, vielmehr richtet er sich bei stets optimaler Bodenbefeuchtung nach der Pflanzenart, nach der Dichte der Durchwurzelung, nach dem Gehalt des Bodens an organischen Stoffen und nach der Temperatur. Obgleich das Wurzelrockengewicht bei Hafer und Lupinen keine wesentlichen Unterschiede zeigte, war die Atmung der Lupinenwurzeln vielfach größer. Das ist wohl auf die *Atmung der Knöllchenbakterien* zurückzuführen. Der Anteil der Wurzelatmung an der gesamten Bodenatmung steigt mit zunehmender Entwicklung der Pflanzen und erreicht das Maximum zur Blütezeit. Bei Hafer im Ackerboden streuten die Werte stark. Im Mittel war der Anteil der Wurzelatmung 20% (max. 65%). Bei der Lupine machte die Wurzelatmung im Mittel 82% (max. 91%) aus. Bei den kümmerlich entwickelten Sandkulturen war der Unterschied geringer: Hafer im Mittel 81,5% und Lupine im Mittel 93%.

Der sehr hohe Anteil der Wurzelatmung an der gesamten Bodenatmung ist darauf zurückzuführen, daß die Durchwurzelung in den Gefäßen größer war als im Acker. Außerdem ist die Bodenatmung der Sandkontrollen ohne

Maximale Bodenatmungswerte in verschiedenen Pflanzengesellschaften, gemessen mit der vereinfachten Absorptionsmethode. Zugrunde gelegt sind jeweils 12 Stundenwerte, berechnet in $\text{mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (nach HERB unveröff. und HABER 1957).

I. Nordwestdeutsche Tiefebene	
a) Eichen-Hainbuchen-Eschen-Wald, ohne Bodenvegetation, auf schwerem alluvialem Lehm (bei Datteln)	
April–Juni 1954	240
Oktober–November 1954	275
b) Botanischer Garten Münster, lehmige Böden (angeschüttet)	
1. Arboretum, April–Juli 1955	512
Arboretum, November–Dezember 1955	148
2. Wiese (Typ Glatthafer-Knautgras-Wiese), April–Juli 1955	623
Wiese (Typ Glatthafer-Knautgras-Wiese), November bis Dezember 1955	156
c) Naturschutzgebiet «Heiliges Meer», diluviale Sandböden (Juli bis Oktober 1955)	
1. Schwarzerlenwald, Flachmoortorf	415
2. Birkenbruchwald, Übergang Flachmoortorf–Podsolboden	216
3. Kiefernwald, Humuspodsol	203
4. Magere Straußgraswiese, Humuspodsol	315
5. <i>Calluna</i> -Heide, Humuspodsol	228
6. <i>Erica tetralix</i> -Heide, Anmoorboden	264
7. Rübenacker	419
II. Südwestdeutschland	
a) Bei Waiblingen. Lößlehm. April–Mai 1952	
1. Buchenwald	407
2. Fichtenwald	220
b) Sanddünengebiet bei Schwetzingen, Oberrheinebene. Juli 1952	
1. Unbewachsener Sandboden	89
2. Kiefern-Robinien-Wald	157
c) Fichtenwälder im Südostschwarzwald, 900–1000 m Meereshöhe, August–September 1954	
1. Auf Muschelkalk (Rendzinen, Braunlehme)	431
2. Auf Buntsandstein (podsolige braune Waldböden)	360
3. Dasselbe (anmoorige Gleiböden, starke Rohhumusaufgabe)	264
III. Südkärnten (Sommer 1956)	
a) Drau-Auen südlich Klagenfurt. Feinsandige Flußablagerungen, verschiedene Stadien der Vergetationsentwicklung	
1. Weidengebüsch am Ufer	410
2. Übergang zum Grauerlenwald	235
3. Grauerlenwald mit <i>Asarum</i> , <i>Struthiopteris</i>	150
4. Viehtrittstellen im Grauerlenwald	370
b) Nockgebirge nördlich Klagenfurt, 500–650 m Meereshöhe. Lehmige Böden, zum Teil Schotter	
1. Xerobrometum, 30° Südhang	780
2. Goldhaferwiese, unterhalb der vorigen	866
3. Kleinseggenwiese, naß (Talgrund)	551
4. Eschen-Erlen-Bruchwald, neben der vorigen	251
5. Schwarzerlenwald, Anmoorboden, Übergang zum Fichtenwald	348
6. Schwarzerlen-Fichten-Wald	241
7. Fichtenwald, kräuterreich	228
8. Lichte Stelle im Fichtenwald (7), mit Nitrifikations-Zeigerpflanzen	308
9. 30 Jahre alte Kahlschlagfläche, 30° Südhang. <i>Calluna</i> -Heide, aufkommende Kiefern	392
10. Kiefernwald mit <i>Calluna</i> , Südhang	255
11. Kiefern-Fichten-Wald mit <i>Vacc. myrtillus</i> und <i>Pleurozium schreberi</i>	304
12. Dasselbe, mit <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	299

Anmerkung: 5–8 und 9–12 sind jeweils zusammengehörende Vegetationsentwicklungsstadien.

Pflanzen absolut sehr gering, da der Sand sehr arm an organischer Substanz war. Genauer wurde der Tagesgang der Bodenatmung in einem reichen Fichtenwald auf braunem pseudo-

podsoligen Waldboden untersucht. Folgende Tabelle zeigt sehr deutlich das Tagesmaximum der Bodenatmung um 0–4 h an und das Minimum häufig am Vormittag:

Tab. 17: Tägliche und jahreszeitliche Veränderung der Bodenatmung eines Pseudo-Podsolbodens unter einem mehrschichtigen Piceetum bei Woorema, Estnische V. R. im Jahre 1971 nach LUTSAR und PORK (aus FEDOROV und GILMANOV 1980)

	Bodenatmung zu verschiedenen Tageszeiten in g CO ₂ · m ⁻² · d ⁻¹						Tagessumme der Boden atmung in g CO ₂ · m ⁻² · d ⁻¹	Monatliche Bodenatmung in g CO ₂ · m ⁻² pro Monat
	00	04	08	12	16	20		
10.VI	.556	.489	.366	.317	.375	.461	10.34	283.8
20.VI	.604	.508	.451	.508	.651	.594	13.28	
30.VI	.746	.670	.747	.740	.680	.737	17.23	
10.VII	.747	.680	.604	.566	.651	.718	15.71	445.2
20.VII	.528	.528	.347	.394	.451	.565	11.22	
30.VII	.594	.651	.661	.813	.556	.594	15.43	
9.VIII	.622	.594	.603	.622	.585	.613	14.58	403.5
19.VIII	.489	.489	.394	.366	.461	.537	10.94	
29.VIII	.632	.518	.432	.480	.499	.622	12.91	
8.IX	.391	.366	.328	.300	.204	.373	8.03	271.7
18.IX	.475	.440	.329	.359	.367	.443	9.52	
28.IX	.396	.352	.242	.233	.398	.433	8.19	
8.X	.377	.409	.339	.366	.344	.338	8.69	236.8
17.X	.305	.386	.288	.224	.347	.352	7.58	
27.X	.265	.262	.311	.231	.226	.255	6.24	
5.XI	.378	.368	.413	.332	.346	.428	9.02	(47.7)
Mittel	.506	.482	.426	.429	.450	.504	11.18	

Im Gegensatz dazu wurde in einer trockenen Hochgebirgssteppe auf Wüstenburosem ein Maximum um die Mittagszeit festgestellt (aus

FEDOROV und GILMANOV 1980, nach MAMYTOV et al. 1962):

Tageszeit	3	6	9	12	15	18	21	24h
mg CO ₂ · m ⁻² · h ⁻¹	50	75	75	220	220	75	75	50

Was den Jahresgang anbelangt, so ist die Bodenatmung der Steppe am intensivsten wäh-

rend der günstigen, feuchten Frühjahr-Früh-

Datum	15.5.	7.6.	28.6.	1.8.	1.9.	22.10.
g CO ₂ · m ⁻² · d ⁻¹	2,6	2,6	2,5	1,7	0,6	0,1

Entsprechend der geringen Jahres-Primärproduktion der trockenen Steppe ist auch die Bodenatmung mit etwa 3–4 t · ha⁻¹ · a⁻¹ relativ gering.

sommerzeit:

8.4 Der Assimilathaushalt

Zwischen der Photosynthese-Intensität der assimilierenden Organe einer Pflanze und ihrer Produktivität, d.h. Trockensubstanzbildung während einer Vegetationszeit, bestehen keiner-

lei feste Beziehungen. Das muß besonders betont werden!

Die Photosynthese-Intensität bezieht sich nur auf die Assimilation der Blätter während einer kurzen Zeitspanne. Selbst wenn man den Tagesgang der Photosynthese kennt, so kann man noch nicht den Trockensubstanzgewinn der ganzen Pflanze an einem Tage (24 Stunden) berechnen. Denn ein großer Teil der Blattassimilate wird am Tage und in der Nacht von den nichtgrünen Sproß- und Wurzelorganen veratmet, ebenso von den Blättern in der Nacht. Bei

einer geringen Blattfläche einer Pflanze und bei ungünstigen Lichtverhältnissen ist es deshalb möglich, daß die 24stündige Bilanz der Produktion für die Gesamtpflanze negativ ist. Noch weniger sagt die Photosynthese-Intensität der Blätter etwas über die Jahresproduktion einer Pflanze oder der Vegetation aus. Die Jahresproduktion ist das Ergebnis der Photosynthese während eines sehr langen Zeitraumes. Während dieses Zeitraumes entwickeln sich die einzelnen Pflanzenarten in ganz verschiedener Weise; die einen verwerten die gebildeten Assimilate, um dauernd die Produktionsorgane, also die Blattfläche, zu vergrößern, die anderen dagegen bilden aus den Assimilaten Festigungsgewebe. Die Jahresproduktion hängt deshalb in viel höherem Maße von dem *Assimilathaushalt der Pflanze* ab, also von der Art der Assimilatverwendung und nicht direkt von der Photosynthese-Intensität der Blätter, also der pro Blattflächeneinheit in einer Zeiteinheit assimilierten CO_2 , bzw. gebildeten Assimilatmenge.

Als sehr anschauliches Beispiel können wir die Produktion in einem Jahr von einem Buchen- (*Fagus sylvatica*) und einem Sonnenblumenkeimling (*Helianthus annuus*) anführen. Die im Samen als Reserve in den Kotyledonen bei *Fagus* und bei *Helianthus* vorhandene Nährstoffmenge ist nahezu gleich, in beiden Fällen handelt es sich um Öle, so daß die Startbedingungen für die Keimpflanzen annähernd gleich sind. Die Pflanzen wurden im Botanischen Garten der Universität Hohenheim, also in einem für *Fagus* günstigen, für *Helianthus* aber relativ ungünstigen Klima aufgezogen. Am Ende der Vegetationsperiode im Herbst hatte der *Fagus*-Sämling nur wenige kleine Blätter, aber einen holzigen Stengel ausgebildet. Das mittlere Gewicht einer Pflanze war 1,5 g Trockengewicht. Die *Helianthus*-Pflanzen dagegen hatten die Assimilate dauernd dazu verwendet, um ihre Blattfläche zu vergrößern und erst im Sommer die Blütenorgane anzulegen. Das Trockengewicht einer Pflanze betrug im Mittel 600 g, also 400mal mehr als beim *Fagus*-Sämling. Zwar dürfte die Photosynthese-Intensität bei *Helianthus* doppelt so intensiv sein als bei *Fagus*, aber das kann nicht die 400fache höhere Jahresproduktion erklären. Ausschlaggebend war vielmehr die Art der Verwendung der laufend durch die Blätter gebildeten Assimilate – also der *Assimilathaushalt* (Englisch = Carbohydrate-Allocation). Bei den Assimilaten handelt es sich zwar vorwiegend um Kohlenhydrate, doch

werden wir sehen, daß auch der assimilierte Stickstoff aus dem Boden und ebenso der Wasserfaktor für den Assimilathaushalt eine bedeutsame Rolle spielen (Literaturbesprechung bei SCHULZE 1982).

8.5 Assimilathaushalt verschiedener Lebensformen

Der Assimilathaushalt wird vor allem durch die genetische Lebensform der Pflanzenart bestimmt. Dabei spielt die Lebensdauer der Art eine wichtige Rolle.

Annuelle Arten: Diese einjährigen Arten beginnen ihre Entwicklung mit den Nährstoffreserven in ihrem Samen und müssen ihre assimilierende Blattfläche nach der Keimung aufbauen, um dann noch zum Schluß die Blütenorgane auszubilden und möglichst viele Samen für die Vermehrung zu erzeugen. Die Produktion einer Pflanze während ihrer gesamten Lebensdauer kann nicht groß sein. Sie ist besonders niedrig bei sehr kurzer Lebensdauer von nur wenigen Wochen (z. B. *Erophila verna*), aber höher bei einer solchen von vielen Monaten (z. B. *Chenopodium album*), also je nach dem Entwicklungsgang sehr unterschiedlich. Bei 4 winterannuellen Arten auf Sandboden (I) und 4 anderen auf Felsboden (II) in der Mohave-Desert wurden der Wurzelanteil und der Infloreszenzanteil an der gesamten Trockensubstanzproduktion bestimmt (BELL et al. 1979). Der Wurzelanteil bei I betrug 4–10%, bei II 6–13%. Auf die Infloreszenzen entfielen bei I 28–37%, bei II 16–50%. Die mittleren Trockengewichte lagen bei I zwischen 0,12–2,83 g pro Pflanze, bei II zwischen 0,11–0,9 g pro Pflanze. Der Wurzelanteil sank im Laufe der Entwicklungszeit, während der Anteil der Infloreszenzen anstieg und bei Compositen und *Plantago* besonders hoch war. Die Photosynthese-Intensität ist bei Annualen im allgemeinen relativ hoch.

Bienne Arten

Diese verhalten sich im ersten Jahre wie die Annualen, nur verwenden sie gegen Ende des ersten Jahres die Assimilate nicht um Blütenorgane auszubilden, sondern um möglichst große Nährstoffreserven für das nächste Jahr und oft eine größere überwinternde Blattrosette anzulegen. Das gibt ihnen im zweiten Jahr gegenüber den Annualen einen Vorsprung; sie können gleich einen rasch heranwachsenden Sproß mit

Blättern und dann viele Blüten ausbilden, um eine große Zahl von Samen zu erzeugen. Sie verdrängen deshalb an sekundären, offenen Standorten (Waldlichtungen, aufgelassenen Äckern, Ruderalstellen) bald die Annuellen.

Perenne krautige Stauden

Sie verhalten sich im ersten Jahr wie die bienen-, überwintern in Klimagebieten mit kalten Wintern meist als Hemikryptophyten, d.h. besitzen Speicherorgane (Wurzeln, Rhizome, Knollen, Zwiebeln) unter der Erdoberfläche, blühen im zweiten Jahr meist noch nicht oder nur schwach, vergrößern jedoch ständig die Speicherorgane, so daß ihre Entwicklung von Jahr zu Jahr günstiger wird, d.h. sie können in kürzester Zeit nach dem Austreiben eine sehr große Blattfläche ausbilden, so daß die Jahresproduktion ständig ansteigt. Bei ruderalen Staudenbeständen in der Slowakei (*Atriplicetum nittentes*, *Tanacetum-Artemisietum* und *Sambucetum ebulli*), die etwa 2 m hoch wurden, war das Trockengewicht der oberirdischen Phytomassen im Mittel $2.22 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (bis $2.50 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) oder $25 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, was dichten Schilfbeständen entspricht (ELIAS, 1978). Die Vermehrung erfolgt z. T. durch Samen, aber auch vegetativ. In den Tropen geht die Entwicklung der krautigen Stauden ununterbrochen weiter (Bananen, Zingiberaceen). Da die Hauptmasse der Pflanzen aus grünen, also produzierenden Pflanzenteilen besteht, so findet man bei Riesenhochstauden die höchsten Werte für die Primärproduktion in einem Jahr. Auf der Insel Sachalin wurden bei den Hochstauden der Flußauen aus *Filipendula camtschatica* und vor allem *Polygonum sachalinense* kleinflächig Jahreswerte bis zu $40 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ gemessen (vgl. WALTER 1981).

Holzpflanzen

Ihre Entwicklung verläuft ganz anders, insbesondere bei den langlebigen Holzpflanzen, z. B. den Bäumen, auf die wir uns hier beschränken wollen. Der Assimilathaushalt ist bei ihnen auf lange Sicht eingestellt, wobei die Knospen des heranwachsenden Baumes von Jahr zu Jahr in größerer Höhe über dem Erdboden angelegt werden, wodurch die Blätter immer günstigere Lichtverhältnisse gegenüber den krautigen Wettbewerbern erhalten. Gleich nach der Keimung wird eine stark verholzende Sproßachse angelegt, d.h. die Assimilate werden für das betreffende Jahr unproduktiv verwendet. Infolgedessen sind die Baumsämlinge in den ersten

besonders kritischen Jahren gegenüber den Kräutern wenig wettbewerbsfähig. Gelingt es ihnen jedoch, diese Jahre durchzuhalten und sich über die Krautschicht zu erheben, dann werden sie zu Dominanten des ganzen Bestandes mit der höchsten Produktion. Dabei macht sich unter den Baumarten ein Unterschied zwischen den Weichhölzern (Vorhölzern) und den langlebigen Hartholz-Baumarten bemerkbar. Das Holz der Weichhölzer (in Mitteleuropa z. B. *Populus tremula*, *Betula pendula* u. a.) besteht aus dünnwandigen Zellen. Diese Baumarten verwenden somit nur einen kleineren Anteil der Assimilate für den Aufbau des Stammes, während ein größerer Anteil für die produktive Blattmasse verbraucht wird im Vergleich zu den Harthölzern. Sie wachsen deshalb auf Waldlichtungen relativ rasch in die Höhe. Aber ihre Lebensdauer ist kürzer als die der Harthölzer, so daß sie mit der Zeit von diesen abgelöst werden und sich im Schatten der Harthölzer nicht mehr verjüngen.

Im einzelnen herrscht hinsichtlich des Assimilathaushalts eine sehr große Mannigfaltigkeit. Jede Art weist ihre Besonderheit auf. Eine genaue Erforschung der Assimilatverteilung ist in jedem einzelnen Falle notwendig.

8.6 Veränderung des Assimilathaushalts durch Außenfaktoren

Bisher hatten wir den genetisch festgelegten Assimilathaushaltstypus besprochen. Aber bei ein und derselben Art kann der Assimilathaushalt durch Außenfaktoren stark abgeändert werden. Wir bringen einige Beispiele aus WALTER (1960).

Wenn Pflanzen derselben Art unter verschiedenen *Hydraturverhältnissen* wachsen, so bilden sie unter günstigeren Bedingungen große hygromorphe Blätter aus, die dünner sind als die xeromorphen der unter trockeneren Bedingungen wachsenden Pflanzen. Das bedeutet, daß bei den großen hygromorphen Blättern mit derselben Trockensubstanzmenge eine größere Blattfläche gebildet werden kann als bei xeromorphen, die ihrerseits eine größere Menge an Assimilaten produziert, so daß selbst, wenn die Photosynthese-Intensität pro dm^2 Blattfläche etwas geringer ist, die Gesamtproduktion der hygromorphen Pflanzen diejenige der xeromorphen übertrifft.

Als Beispiel führen wir einen Versuch von SIMONIS (1941, 1947) an: Kultiviert wurde *Trifolium incarnatum* im Gefäßversuch: Feuchtpflanzen bei 80% der Wasserkapazität des Bodens und Trockenpflanzen bei 40% der Wasserkapazität.

Die Assimilationsintensität war, pro Blattfläche berechnet, bei den Trockenpflanzen um 11–25% größer als bei den Feuchtpflanzen, gleichgültig, ob man die CO₂-Aufnahme, die Assimilatbildung oder den Tageszuwachs an

Trockengewicht bestimmte. Trotzdem ergaben die Feuchtpflanzen einen um 50% höheren Ertrag. Dieser scheinbare Widerspruch wird verständlich, wenn wir den Assimilathaushalt untersuchen. Die Trockenpflanzen verwendeten mehr Assimilate zum Ausbau des Wurzelsystems, die Feuchtpflanzen dagegen zur Vergrößerung der assimilierenden Fläche. Denn im Mittel entfielen von der gesamten Trockensubstanz auf die einzelnen Organe die unten genannten Anteile:

Art der Pflanzen	Prozent des Gesamttrockengewichts		
	Wurzeln	Stengel	Blätter
Trockenpflanzen	44,4%	22,7%	32,9%
Feuchtpflanzen	32,6%	24,8%	42,6%

Absolut war die Blattfläche der Feuchtpflanzen mehr als doppelt so groß wie die der Trockenpflanzen.

Der stärkeren Entwicklung der Blattfläche verdanken die Feuchtpflanzen ungeachtet der geringeren Photosynthese-Intensität die größere Ertragsfähigkeit.

Eine starke Ertragssteigerung wird insbesondere durch *Stickstoffdüngung* hervorgerufen. Bei N-Mangel sinkt die Assimilationsintensität bei *Sinapis alba* auf die Hälfte, aber der Ertrag an der gesamten Trockensubstanz vermindert sich um das 8fache (MÜLLER 1932). Diese Diskrepanz ist wiederum darauf zurückzuführen, daß bei ungenügender N-Ernährung ebenso wie bei Trockenheit der Zuwachs an Blattfläche zugunsten der Wurzelentwicklung einge-

schränkt wird, und zwar ist das Verhältnis der Trockensubstanz von Stengel + Wurzel zur Blattfläche 3mal größer als bei Volldüngung. Nach MAIWALD (1930) steigt die Blattflächenentwicklung parallel mit der N-Aufnahme. Die Assimilate können also nur dann für den Blattaufbau verwendet werden, wenn zugleich genügend Stickstoff zur Verfügung steht.

Die Wirkung der N-Düngung auf den Ertrag ist somit keine direkte, sondern sie kommt durch eine Veränderung des Assimilathaushaltes zustande. Kali dagegen beeinflusst die Ausbildung der Blattfläche nicht.

Der Assimilathaushalt wird außerdem besonders stark durch die *Tageslänge* verändert. Wir entnehmen BOYSEN

-JENSEN (1932) folgende Aufstellung (nach RASUMOW):

Art der Pflanzen	Tageslänge in Stunden	Prozent des Gesamttrockengewichts			
		Blätter	Wurzeln	Stengel	Ähren
Langtagpflanzen (Gerste)	18	12	11	55	22
	12	30	32	37	1
Kurztagpflanzen (Hirse)	12	19	10	26	45
	18	25	17	40	18

Man ersieht daraus, daß die Langtagpflanzen zwar im Langtag zur Blüte gelangen, im Kurztag jedoch ihre Blattfläche und zugleich das Wurzelsystem fast dreimal stärker entwickeln. Entsprechend wird auch der absolute Ertrag an Trockensubstanz im Kurztag größer sein, der an Körnern jedoch geringer. Bei Kurztagpflanzen liegen die Verhältnisse genau umgekehrt.

Die größere Produktivität der *Schattenpflanzen* bei geringem Lichtgenuß ist auf folgende Erscheinung zurückzuführen:

Nach BLACKMAN u. WILSON (1951) unterscheiden sich Sonnen- und Schattenpflanzen hauptsächlich dadurch, daß die ersteren bei Beschattung ihre relative Blattfläche nur wenig

ändern, während die Schattenpflanzen mit relativ kleiner Blattfläche in vollem Tageslicht diese bei Abnahme der Lichtintensität sehr rasch vergrößern.

Als letztes Beispiel wählen wir den *Temperaturfaktor*. Günstige Temperaturverhältnisse bewirken einen höheren Ertrag an Trockensubstanz. Ist dieser auf eine höhere Assimilationsintensität zurückzuführen? Folgender in Hohenheim durchgeführter Versuch soll darüber Auskunft geben: Am 28. 9. 1949 wurden Win-

terweizen (Karsten V) und Winterroggen (Petkuser) in je 2 gleiche Frühbeetkästen ausgesät. Nach der Keimung am 6. 10. wurde jeweils einer mit Glas gedeckt, der andere offen gelassen. Die Temperatur der obersten Bodenschicht und der Luft war im gedeckten Kasten im Mittel um 2°C, im Januar um 3°C höher, das Wachstum entsprechend intensiver und die Erträge an Trockensubstanz bei Abbruch des Versuchs etwa doppelt so groß, wie aus folgenden Zahlen zu ersehen ist:

Datum	Mittleres Gesamtrockengewicht einer Pflanze		
	Getreideart	gedeckt	offen
18. 1.	Winterweizen	0,914	0,575
13. 2.	Winterroggen	2,221	1,043

Durch wöchentliche Probenentnahmen einer bestimmten Zahl von Pflanzen wurde die mittlere Trockengewichtszunahme bestimmt, diese pro Quadratmeter der mittleren Blattfläche be-

rechnet und durch die Zahl der Tage dividiert. Man erhält auf diese Weise die Assimilationsleistung:

Mittlere Temperatur °C (Stationswert)	Zeitabschnitt der Einzelprobe	Assimilationsleistung in g · [g · m ⁻² · d ⁻¹]			
		Winterweizen		Winterroggen	
		gedeckt	offen	gedeckt	offen
13,0	13. 10.–19. 10.	4,5	4,45	3,62	5,05
13,4	20. 10.–26. 10.	4,05	4,40	3,32	3,06
2,9	27. 10.– 2. 12.	2,94	3,70	3,32	3,06
2,1	30. 11.–15. 12.	1,25	1,61	1,28	1,06
2,6	16. 12.– 6. 1.	1,51	1,22	1,17	1,33
3,2	7. 1.–16. 1.	1,49	2,58	1,23	1,66

Man ersieht aus dieser Tabelle, daß die Assimilationsleistung bei allen Versuchsreihen im Oktober höher ist als im Dezember und Januar entsprechend den Temperaturverhältnissen. Vergleicht man jedoch die Werte der gedeckt und offen wachsenden Pflanzen für den gleichen Zeitabschnitt, so erkennt man, daß sie bei den ersteren tiefer liegen, obgleich die gedeckten Pflanzen besser vor Kälte geschützt sind. Diese paradoxe Erscheinung ist folgendermaßen zu erklären: Bei den gedeckten Pflanzen sind die Temperaturen hauptsächlich nachts höher; denn am Tage mußten die Kästen bei Einstrahlung gelüftet werden. Dadurch wird die Atmung nachts gesteigert und somit der Stoffgewinn pro 24 Stunden vermindert.

Der höhere Ernteertrag der gedeckten Pflanzen ist somit nicht auf eine größere Assimilations-

leistung zurückzuführen, sondern wie in den anderen Fällen auf eine stärkere Entwicklung der Blattfläche. Denn der Wurzelanteil war bei den ungedeckten Pflanzen größer, und zwar bei Weizen im Mittel um 35 %, bei Roggen um 43 % (Wurzelanteil bei gedeckten Pflanzen = 100 %). Wir sehen somit, daß die *Ertragshöhe, d. h. Produktion an Trockengewicht, durch die Außenfaktoren meist indirekt über eine Veränderung des Assimilathaushalts erfolgt.*

Einen starken Einfluß auf die Trockensubstanzproduktion hat auch der *Zeitpunkt des Beginns der generativen Phase*. Mit der Anlage der Blüten oder der Infloreszenz am Sproßscheitel hört die weitere Vergrößerung der produktiven Blattflächen auf und die Assimilate werden für den Aufbau der Fortpflanzungsorgane verwendet.

Es wäre falsch, die ökologische Bedeutung der Trockensubstanzproduktion überzubewerten. Für die Erhaltung der Art ist die Fortpflanzungsfähigkeit entscheidend. Zwischen dem vegetativen Wachstum und der Ausbildung der Fortpflanzungsorgane besteht ein gewisser Antagonismus, wie es die Auswirkung der Tageslänge zeigt. Auch die Vernalisation fördert die Blütenbildung und vermindert die Trockensubstanzproduktion. Die eigentlichen Ursachen für die Erlangung der Blühfähigkeit sind noch ungenügend geklärt. Das erste sichtbare Zeichen macht sich beim Apikalmeristem des Sproßscheitels bemerkbar, indem der Vegetationskegel sich an der Spitze verbreitert und nicht mehr verlängert. Es ist bekannt, daß eine gewisse Erschwerung der Wasserbilanz, die einer Hydraturabnahme (d.h. Erhöhung der Zellsaftkonzentration und damit Abnahme der Protoplasmaquellung auch der Meristemzellen) bedingt, die Blütenanlage fördert. Bei Bäumen werden Blütenknospen an Sonnenzweigen angelegt, die stärker transpirieren und ein niedrigeres osmotisches Potential besitzen oder an Kurztrieben, bei denen die Wasserzuleitung erschwert ist. Pflanzen an trockeneren sonnigen Standorten blühen stärker. Die Ephemeriden in den Wüsten bilden bei mangelnder Wasserversorgung Zwergexemplare aus, die frühzeitig blühen; bei Säulenkakteen in der Sonora-Wüste werden die Blüten zuerst auf der am stärksten erwärmten Südwestseite angelegt mit dem niedrigsten osmotischen Potential, während sie auf der Nordostseite mit dem höchsten osmotischen Potential ganz fehlen (WALTER 1931, WALTER und KREEB 1970). Ebenso fördert Stickstoffmangel, der das vegetative Wachstum hemmt, die Blütenbildung.

In der gärtnerischen und landwirtschaftlichen Praxis, soweit Blüten, Früchte oder Samen geerntet werden, kommt es weniger auf die Trockensubstanzproduktion, sondern auf die Förderung der Blühfähigkeit an.

8.7 Produktion von Pflanzenbeständen und der Blattflächenindex

Für die Produktion von Pflanzenbeständen spielt der Blattflächenindex (BFI) oder englisch Leaf area index (LAI) eine große Rolle, d. h. das Verhältnis der gesamten Blattfläche (einseitig)

des Bestandes zu der überdeckten Bodenoberfläche ($\text{BFI in m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$). Je größer der BFI ist, desto größer ist bis zu einem bestimmten Grenzwert im allgemeinen die Produktion des Bestandes. Die obersten Blätter erhalten am meisten Licht, die unteren immer weniger. Ist der Bestand so dicht, daß die Lichtintensität in der untersten Schicht dauernd unter dem Lichtkompensationspunkt liegt, dann ist die Bilanz der Stoffproduktion bei diesen Blättern negativ; sie vergilben und werden abgeworfen, d. h. der BFI kann ein bestimmtes Maximum nicht überschreiten.

Bei einem einzelnen senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen orientierten Blatt tritt bei zunehmender Lichtintensität zuerst ein steiler linearer Anstieg der Photosynthese-Intensität ein, der sich aber bald abschwächt, bis die Kurve bei «Lichtsättigung» in die Horizontale umbiegt (vgl. Abb. 80 und Kurve a auf Abb. 105).

Diese Gesetzmäßigkeit gilt, wie schon BOYSEN-JENSEN (1949) nachwies, für Pflanzenbestände nicht. Bei diesen steigt die Photosynthese-Leistung linear bis zum vollen Sonnenlicht an (Abb. 105, Kurve b und c). Denn, selbst wenn bei den oberen Blättern die Lichtsättigung erreicht ist, steigt die Photosynthese bei weiterer Zunahme der Beleuchtung bei den unteren teilweise beschatteten Blättern noch an. Außerdem

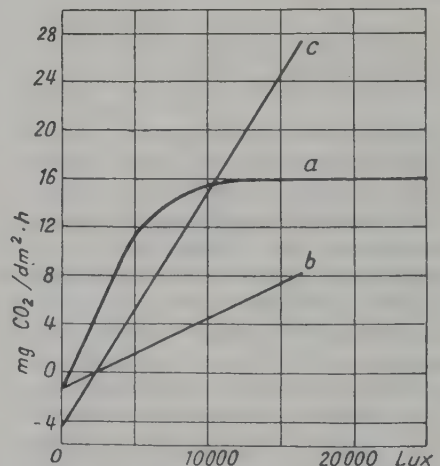


Abb. 105: CO_2 -Assimilationskurve von *Sinapis alba* in Abhängigkeit von der Lichtintensität: a für senkrecht zum Licht exponierte Blätter, b für einen Bestand mit verschieden orientierten Blättern pro dm^2 Blattfläche, c dasselbe pro dm^2 Bodenfläche (bei einem Blattflächenindex von 3.4). Nach BOYSEN-JENSEN, aus WALTER 1960).

kann man bei Betrachtung des Kronendaches von einem Buchenwald, und das gilt auch für andere Bestände, beobachten, daß die obersten Sonnenblätter nicht horizontal stehen, sondern deutlich schräg aufgerichtet, d. h. sie werden beim höchsten Sonnenstand um die Mittagszeit schräg von den Sonnenstrahlen getroffen, werden somit nicht optimal belichtet und lassen mehr Licht zu den unteren Blattschichten durch, was denen einen höheren Stoffgewinn ermöglicht. Nur die Blätter der untersten Schichten, die einen Bruchteil des auf den Bestand einfallenden Lichtes erhalten, sind immer senkrecht zum einfallenden Licht orientiert, also im Bestand horizontal, am Rande des Bestandes bei schräg einfallendem Licht senkrecht zu diesem.

Der BFI eines Bestandes hängt nicht nur von den Lichtverhältnissen ab, sondern er wird auch durch andere Faktoren beeinflusst, insbesondere durch den Wasserfaktor. Ein hoher Blattflächenindex erlaubt eine hohe Produktion des Bestandes, aber intensive Photosynthese ist stets zugleich mit großen Wasserverlusten durch Transpiration verknüpft. Stehen dem Bestand nicht ausreichende Wassermengen im Boden zur Verfügung, so wird *der Blattflächenindex durch den Wasserfaktor begrenzt*. Es fällt sofort auf, daß Waldbestände feuchter Auen immer sehr dicht sind, d. h. einen hohen BFI besitzen, Waldbestände trockener Biotope dagegen viel lichter sind. Deswegen ist auch die Vegetation in humiden Gebieten unter sonst gleichen Bedingungen viel dichter als in ariden, was besonders auffallend ist, wenn man sich den Wüstenzonen nähert. Die Dichte der Pflanzendecke wird dabei mit abnehmenden Niederschlägen immer geringer, bis schließlich das Landschaftsbild nicht mehr vom Pflanzenkleid, sondern vom anstehenden Gestein bestimmt wird. Der mit den Verhältnissen in Wüsten nicht auf Grund von eigenen Erfahrungen vertraute Beobachter wundert sich oft, daß bei den geringen Niederschlägen überhaupt noch Pflanzen vorkommen, und er vermutet bei diesen Pflanzen eine besondere Trockenresistenz des Protoplasmas oder die Fähigkeit, Wasser aus dem Wassergehalt der Luft aufzunehmen, oder andere besondere physiologische Eigenschaften. Aber das Problem ist viel einfacher. Unbewiesene Hypothesen sind nicht notwendig, was die weiteren Ausführungen zeigen sollen.

8.8 Vegetationsdichte und Niederschlagshöhe in Wüsten

Diffuse Vegetation

Wenn man die Beziehungen zwischen dem Jahresniederschlag und dem Pflanzenbewuchs feststellen will, so muß man unbedingt berücksichtigen, daß die Niederschläge in Millimetern die Wassermenge in Litern bedeuten, die auf einen Quadratmeter Bodenoberfläche fällt. Man sollte deshalb diese Wassermenge stets in Beziehung zu der Pflanzenmasse ebenfalls pro Quadratmeter Bodenoberfläche setzen.

Um diese Abhängigkeit der Vegetationsdichte von der Niederschlagshöhe festzustellen, ist es notwendig, daß die anderen Faktoren, wie z. B. die Temperatur oder der Boden, gleichbleiben. Auch darf man zum Vergleich nur ähnliche Vegetationstypen heranziehen.

Sind diese Voraussetzungen gegeben, so läßt sich zeigen, daß die Pflanzenmasse, und damit auch die transpirierende Oberfläche, proportional mit den Niederschlägen abnimmt. Dieser Nachweis gelang zunächst in Südwestafrica beim Vergleich von *unbeweideten* Grasflächen auf sandigem Boden (WALTER 1939). Die Nie-

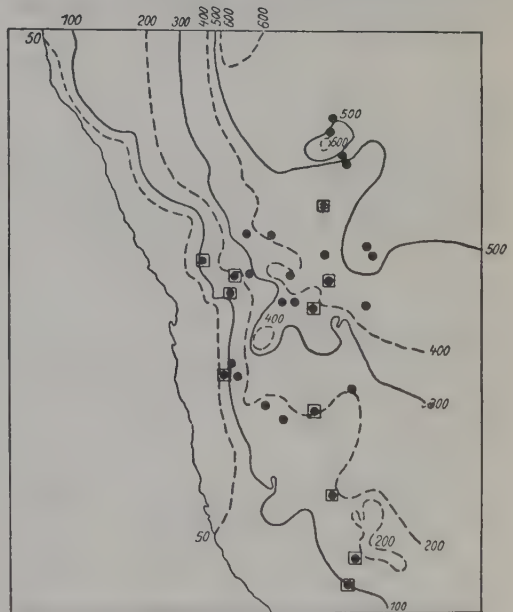


Abb. 106: Mittlere Jahresniederschläge (mm) in Südwestafrica. □ Probeflächen zur Bestimmung der Produktivität des Graslandes, • Orte der Probeentnahme für Futterpflanzenanalysen (nach WALTER 1939).

derschläge fallen in diesem Gebiet als Sommerregen, und ihre Höhe nimmt vom feuchten NE des Landes zur Küste von über 500 mm bis praktisch Null ab (Abb. 106). Zugleich werden die Gräser immer niedriger, die Bodenbedeckung wird geringer, bis unterhalb einer Regenhöhe von 100 mm pro Jahr die extreme Wüste beginnt. Die quantitativen Beziehungen zwischen der oberirdischen Trockensubstanzproduktion und der Niederschlagshöhe gibt Abb. 107 wieder. Wir sehen, daß tatsächlich die jährlich erzeugte Pflanzenmasse proportional mit den Niederschlägen abnimmt. Dabei werden die größeren Grasarten der humiden Gebiete durch kleinere Arten mit kürzerer Entwicklungsdauer in den ariden Gebieten abgelöst.

Da wir nur Gräser miteinander verglichen, dürfen wir annehmen, daß diese Gesetzmäßigkeit nicht nur für die Trockensubstanzmenge, sondern auch für die transpirierende Oberfläche der Gräser gilt, d. h. daß auch diese sich proportional mit der Niederschlagsmenge verkleinert. Das würde aber bedeuten, daß *pro Einheit der transpirierenden Fläche im humiden und ariden Gebiet dieselbe Wassermenge zur Verfügung steht*, d. h. die Wasserversorgung der einzelnen Pflanzen ist in ariden Gebieten nicht wesentlich schlechter als in humiden.

Diese Gesetzmäßigkeit wird auch durch die

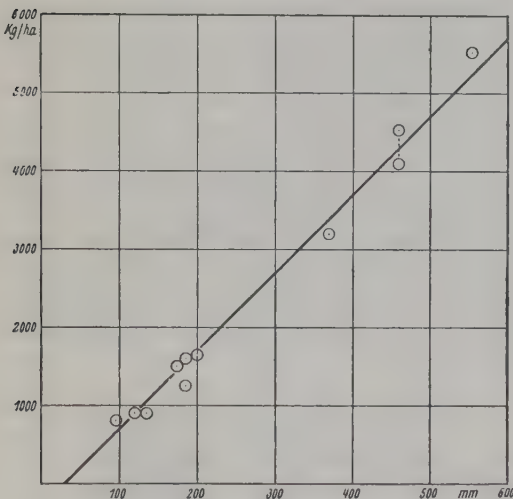


Abb. 107: Produktivität der Grasflächen in SW-Afrika in Abhängigkeit von der Niederschlagshöhe. Ordinate: Erzeugte Trockensubstanz in $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$; Abszisse: Mittlerer jährlicher Regenfall (nach H. WALTER 1939).

Untersuchungen in der Mohave-Wüste (Kalifornien) bestätigt: denn es wurde gezeigt, daß zwischen der Dichte des *Larrea divaricata*-Bestandes und der Höhe der Niederschläge (im Bereich von 50–250 mm) eine sehr gute Korrelation besteht (WOODELL et al. 1968).

Zu demselben Ergebnis führten Bestimmungen der Wasserdefizite bei Pflanzen der Karakum-Wüste (BOBROVSKAYA, 1969).

Eine solche Proportionalität hat auch LE HOUEROU (1959) in Tunis festgestellt. Er fand, daß die Hektarerträge der Olivenpflanzungen im selben Ausmaß wie die Niederschläge abnehmen, wobei der Ertrag pro Baum \pm unverändert bleibt, aber die Zahl der Bäume pro Hektar, also die Dichte der Pflanzung, im Mittel proportional zu den Niederschlägen geringer wird.

Wir konnten zeigen, daß diese Gesetzmäßigkeit auch für andere Pflanzentypen gilt, z. B. in Australien beim Vergleich von *Eucalyptus*-Wäldern. In diesem Fall wurde nicht nur die jährlich gebildete Blattmasse (Blattstreu), sondern auch direkt deren Fläche bestimmt. Dabei muß man die Urwaldbestände mit Unterwuchs und die künstlich verjüngten Bestände ohne Unterwuchs, die deshalb größere Blattmassen aufweisen, getrennt vergleichen.

Für die graphische Darstellung auf Abb. 108 wurden auf der Abszisse die Niederschläge und auf der Ordinate die relativen Streumengen bzw. Streuflächen aufgetragen (höchste Werte

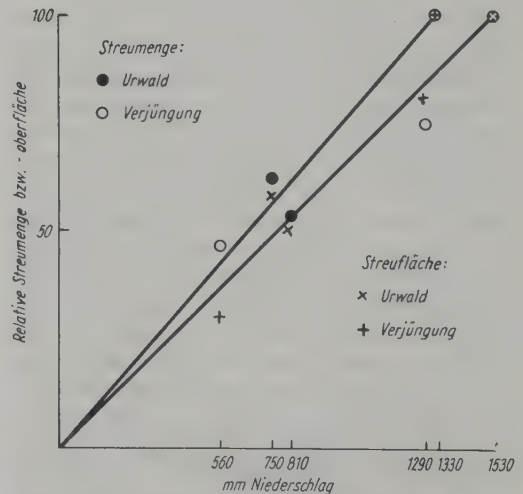


Abb. 108: Die Abhängigkeit der Blattstreumenge und der Blattstreuoberfläche australischer *Eucalyptus*-Wälder von der Niederschlagshöhe (Zahlenwerte von O. W. LONERAGAN, Forest Dep. of W. Australia).

jeweils gleich 100 gesetzt). Von einigen Unregelmäßigkeiten abgesehen, die sich bei solchen Bestimmungen nicht vermeiden lassen, tritt die Proportionalität ziemlich deutlich hervor, diesmal bei sehr viel höheren Niederschlägen, von etwa 500 mm bis über 1500 mm und im Winterregengebiet.

Aus der hier nachgewiesenen Gesetzmäßigkeit folgt somit, daß die *Wasserversorgung pro Blattflächeneinheit im humiden und ariden Gebiet annähernd unverändert bleibt*. Voraussetzung ist nur, daß die Pflanze jeweils die Fähigkeit hat, mit ihrem Wurzelsystem das notwendige Wasser aufzunehmen. Tatsächlich kann man feststellen, daß mit einer Reduktion der Blattfläche in ariden Gebieten das Wurzelsystem sich relativ stärker ausbildet, und zwar weniger tief, aber immer weiter horizontal ausgreift. Das Verhältnis zwischen den oberirdischen und den unterirdischen Teilen verschiebt sich mit zunehmender Aridität immer mehr zugunsten der letzteren. Eine Ausnahme macht nur der Typus der Sukkulenten, der mit den anderen nicht vergleichbar ist.

Wasser im Boden ungleich verteilt ist, was auch in der Pflanzendecke zum Ausdruck kommt. Das Fehlen einer geschlossenen Pflanzendecke bedingt hier einen sehr starken oberirdischen Abfluß. Die Bodenoberfläche ist verkrustet, oder es bilden sich besondere Schaumböden (vesicular strata) aus¹. Auf den Erhebungen dringt deshalb weniger Wasser in den Boden ein, als der Niederschlagshöhe entsprechen würde, in den Abflußrinnen und Senken dagegen sehr viel mehr. Im Zusammenhang damit ist auch die Vegetation nicht gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt, sondern konzentriert sich dort, wo die Wasservorräte im Boden größer sind, und hier ist wiederum die Wasser Versorgung oft nicht schlechter als in humiden Gebieten (Abb. 109). Nimmt man z. B. an, daß bei einem Jahresniederschlag von 25 mm in einer Senke 40 % des Regenwassers von einer 50mal so großen Fläche zusammenfließen, so steht den Pflanzen in der Depression eine Wassermenge zur Verfügung, die einem Niederschlag von 500 mm gleichkommt. Die Änderung des Vegetationscharakters läßt sich besonders gut

8.9 Kontrahierte Vegetation

Sobald man in extrem aride Gebiete kommt mit Niederschlägen um 100 mm, muß man eine zweite Tatsache beachten, nämlich, daß das

¹ Diese entstehen, wenn auf ausgetrocknete schluffige Böden ein starker Regen fällt, die Luft aus dem Boden nicht entweichen kann und als feine Bläschen in der obersten Bodenschicht eingeschlossen bleibt (vgl. EVENARI et al. 1974, VOLK 1978). Regenwasser dringt in solche Böden schwer ein.

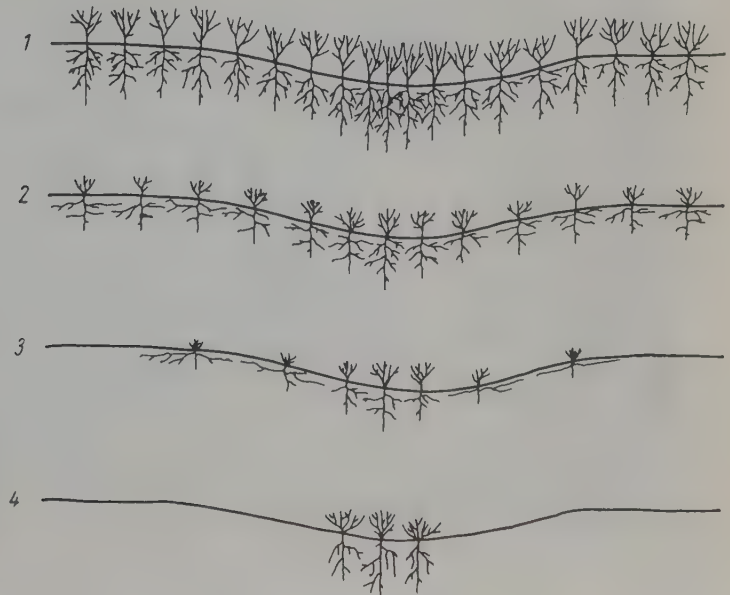


Abb. 109: Schematische Darstellung des Übergangs der «diffusen» Vegetation (1, 2) in eine «kontrahierte» (3, 4) bei Abnahme der Niederschläge in extrem ariden Gebieten.

vom Flugzeug aus beobachten. Während in regenreichen Gebieten die Vegetation «diffus» über die ganze Fläche verteilt ist und in den Senken nur eine größere Dichte aufweist, geht diese «diffuse Vegetation» in extrem ariden Gebieten in eine immer stärker «kontrahierte Vegetation» über (MONOD 1954). Damit wollen wir sagen, daß der größte Teil der Fläche völlig pflanzenleer ist und die Vegetation sich immer mehr in die Täler und Senken zurückzieht. Da das Wasser in den letzteren relativ tief in den Boden eindringt, wo es vor Verdunstung geschützt ist und somit durch Jahre hindurch aufgespeichert bleibt, wachsen die Wurzeln der Pflanzen wieder tiefer in den Boden hinunter, in diesem Falle so tief, wie das Wasser eindringt, oft mehrere Meter.

Als Beispiel führen wir die Untersuchungen im Wadi Hoff bei Heluan südlich von Cairo an:

Der Jahresniederschlag in diesem Gebiet beträgt im Mittel 31 mm, aber schon nach einem Regenfall von 10 mm setzt der Abfluß des Wassers von dem aus Kalkgestein aufgebauten, ve-

getationslosen Plateau ein, zunächst in flache Rinnen, die sich vereinigen und vertiefen und das Wasser in die breiten Trockentäler abführen. Nur in regenreichen Jahren füllt sich deren Bett für kurze Zeit mit Wasser. Während des Abfließens versickert dauernd ein Teil des Wassers im Sande, bis schließlich die Hochflut zum Stillstand kommt. Auf diese Weise sammelt sich im Boden ein gewisser Wasservorrat an, der einen Pflanzenwuchs ermöglicht. Dieser nimmt von den flachen Regenrinnen des Plateaus bis in das Wadi ständig zu. In letzterem ist sogar Baumwuchs (*Acacia*, *Tamarix*) möglich. Die Pflanzendecke wäre noch dichter, wenn sie nicht den Nomaden als Kamelweide diene und durch Brennholznutzung dezimiert würde. Der Wasserhaushalt dieser Pflanzen wurde von BATANOUNY ein ganzes Jahr hindurch untersucht (ABD EL RAHMAN and BATANOUNY 1965).

Betrachtet man einen Querschnitt durch das Wadi (Abb. 110), so kann man 6 Wuchsorte unterscheiden (Abb. 111): 1. Das Plateau mit seichten Regenrinnen, 2. ein Kliff am Prall-



Abb. 110: Der Versuchsort von K. H. BATANOUNY (vgl. Abb. 111) – das Wadi Hoff bei Heluan (Foto O. STOKKER, aus WALTER 1973).

hang, an dessen Fuß die Pflanzen nur früh morgens direktes Sonnenlicht erhalten, 3. das eigentliche Wadibett, 4. die erste niedrige Terrasse, 5. die zweite höhere Terrasse und 6. den Schutthang der Hamadafläche. Die Böden sind rohe Wüstenböden und enthalten zwischen den Steinen vorwiegend Grobsand, dazu Feinsand und nur wenig Schluff und Ton. Nur beim

Wuchsort 2 und 4 entfallen auf letzteren über 10%. Die Wasserkapazität der Böden ist nicht hoch, der Welkepunkt liegt unter 1%. Beim Wuchsort 1–4 ist nur wenig Salz im Boden enthalten, bei 5 sind es aber schon 1–2,5% und bei 6 sogar über 5%.

Der Wassergehalt der Böden wurde jeden Monat einmal in den oberen 50 cm bestimmt:

Tab. 18: Niedrigster Wassergehalt in % des Trockengewichtes des Bodens während der Dürrezeit

Wuchsort	1.	2.	3.	4.	5.	6.
Minimaler Wassergehalt	1 %	2 %	2,3 %	1,4 %	0,8 %	2,5 %
Deckungsgrad der Pflanzen etwa	12 %	50 %	0 %	20 %	1 %	0 %

Die obersten Schichten sind nur während der Regenzeit im Winter feucht, im Sommer sind sie lufttrocken.

Während der Dürrezeit hängt der Wassergehalt nicht nur von der Menge des einsickernden Wassers ab, sondern auch vom Wasserverbrauch der im Boden wurzelnden Pflanzen. Im Wadibett (3) können sich keine ausdauernden Pflanzen halten, weil der Boden bei jeder Flut umgewühlt wird, am Hang (6) verhindert der sehr hohe Salzgehalt des Bodens jeden Pflanzenwuchs. Wichtig ist, daß selbst im extrem

regenarmen Versuchsjahr mit nur 19,5 mm Regen der Boden immer für die Pflanzen aufnehmbares Wasser enthält; wahrscheinlich gehen die Wurzeln noch tiefer als 50 cm bis in die Spalten des Muttergesteins hinein. Nur die Wurzeltiefe der ephemeren Arten ist gering, aber ihre Vegetationszeit beschränkt sich auf die Regenzeit, wenn die oberen Bodenschichten Wasser führen. Sie entwickeln sich in größerer Zahl nur in guten Regenjahren.

Wasserumsatz der Pflanzen. Bei den wichtigsten ausdauernden Arten, *Pennisetum dichoto-*

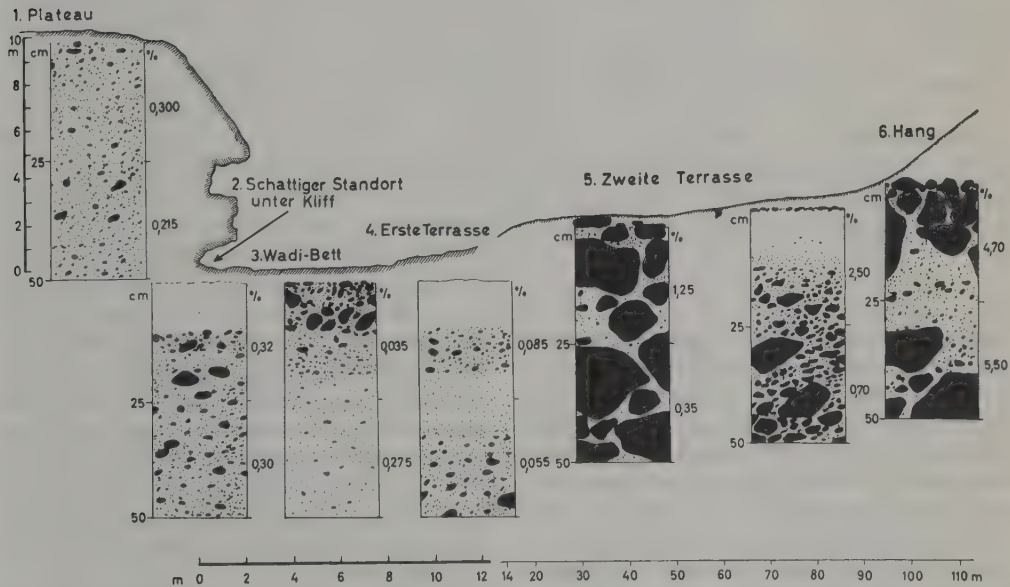


Abb. 111: Querschnitt durch das Wadi Hoff (nach BATANOUNY, verändert). 1.–6. die untersuchten Standorte mit den entsprechenden Bodenprofilen (bei diesen links die Tiefenangabe und rechts der Gesamtsalzgehalt in 0–25 cm Tiefe und 25–50 cm Tiefe in % des Bodentrockengewichts).

Höhenmaßstab (ganz links) gilt für den linken Teil des Geländes, rechts 1 m = 10 cm (aus WALTER 1973).

mum, *Zilla spinosa* und *Zygophyllum coccineum*, wurde jeden Monat einmal der Tagesgang der Transpiration bestimmt. Die dabei abgegebenen Wassermengen bestätigen wiederum, daß die Pflanzen auch während der Dürrezeit Wasser aus dem Boden aufzunehmen vermögen und daß sie stets eine gewisse Zeit am Tage die Spalten offen halten, so daß auch eine Photosynthese stattfinden kann. Allerdings wird die Wasserabgabe mit fortschreitender Dürrezeit eingeschränkt. Man erkennt dies daran, daß die Tagestranspirationskurve um die Mittagszeit vorübergehend abfällt, oder aber daran, daß das Maximum schon um 10 Uhr eintritt. Die Sommerwerte der Transpiration liegen über den Winterwerten, sie steigen jedoch nicht so stark an wie die gleichzeitig gemessene Evaporation. Bewässert man die Pflanzen im Sommer, so nimmt die Transpirationsintensität sowohl bei *Pennisetum* als auch bei *Zilla* um etwa das Doppelte zu – ein Zeichen, daß sie infolge der erschwerten Wasseraufnahme gedrosselt war. *Zygophyllum* besitzt sukkulente Blätter. Deshalb liegen die pro g Frischgewicht berechneten Transpirationswerte viel niedriger. Diese Art reguliert ihren Wassergehalt sehr genau. Bei ihr sind die Sommerwerte, ungeachtet der viel hö-

heren Verdunstung, nicht höher als im Winter. Ähnliche niedrige Werte weist auch die annuelle Art *Zygophyllum simplex* auf, die zugleich so viel Wasser in den Blättern speichert, daß sie zuweilen die Dürrezeit überdauert. Die stärkste Transpiration findet man bei den dünnblättrigen ephemeren Arten (max. 14–25 mg.g⁻¹.min⁻¹); aber auch bei den weichblättrigen *Stachys aegyptiaca*, *Artemisia fragrantissima* und *Diploaxis harra* werden ähnliche Werte erreicht. Eine Einschränkung der Wasserabgabe in der Dürrezeit wird nicht nur durch Spaltenschluß, sondern auch durch Abwerfen der Blätter oder Ausbildung von kleineren Sommerblättern bzw. Dornen, also eine Verringerung der transpirierenden Oberfläche, bewirkt, z. B. bei *Zilla*, *Pennisetum*, *Lavandula coronopifolia*, *Iphiona*, *Diploaxis harra*, *Pituranthos tortuosus*, *Stachys aegyptiaca* u. a.

BATANOUNY berechnet auch die Wasserabgabe der gesamten Pflanzendecke pro 100 m² Bodenfläche an den verschiedenen Standorten im März und Juni unter Zugrundelegung der vorhandenen Frischmasse und der entsprechenden Transpirationswerte.

Er erhält folgende Zahlen:

Tab. 19: Pflanzenmasse (Frischgewicht) und Wasserabgabe pro 100 m² Bodenfläche und Tag

Wuchsort	Monat	Frischgewicht der ausdauernden Arten	Wasserabgabe
1. Plateau	März	15,2 kg	44,8 kg
	Juni	15,3 kg	51,0 kg
2. Unter dem Kliff	März	47,4 kg	45,9 kg
	Juni	42,8 kg	48,7 kg
4. Erste Terrasse	März	46,8 kg	114,2 kg
	Juni	44,3 kg	120,0 kg
5. Zweite Terrasse	März	6,1 kg	8,3 kg
	Juni	5,5 kg	8,0 kg

Berechnen wir aus diesen Zahlen den ungefähren Wasserverlust pro Jahr in mm, so erhält man für den Wuchsort 1 und 2 etwa 180 mm, für den Wuchsort 4 etwa 400 mm und für den Wuchsort 5 etwa 30 mm. Dazu kommen natürlich noch die Wasserabgabe der Ephemerer während der Wintermonate, die jedoch je nach der Regenhöhe von Jahr zu Jahr schwankt, und die Verdunstung. Man erkennt, daß die auf S. 179 angeführte Berechnung hinsichtlich der Wasserversorgung der «kontrahierten» Vegetation für Wuchsort 4 durchaus zutrifft. Die im Vergleich zur Pflanzenmasse niedrige Wasser-

abgabe am Wuchsort 2 ist darauf zurückzuführen, daß an diesem Standort das schwach transpirierende *Zygophyllum coccineum* dominiert und daß zudem durch die schattige Lage die Wasserabgabe der Pflanzen herabgesetzt wird.

Wir können also zusammenfassend feststellen, daß die Wasserversorgung der Wüstenpflanzen in diesem extrem ariden Gebiet durchaus nicht schlecht ist.

Die günstigen Wasserverhältnisse werden auch durch die Zellsaftkonzentrationen angezeigt, die, soweit es sich nicht um Halophyten handelt, relativ niedrig ist und keine großen

Tab. 20: Niedrigster und höchster potent. osmotischer Druck in atm (in Klammern Monate) von Arten im Wadi Hoff (nach BATANOUNY)

1. Langlebige Arten	Min. π^*	Monat	Max. π^*	Monat
<i>Farsetia aegyptiaca</i>	18,2	(I.)	23,0	(X.)
<i>Achillea fragrantissima</i>	17,0	(I.)	22,7	(X.)
<i>Lycium arabicum</i>	19,1	(III.)	21,3	(XI.)
<i>Asteriscus graveolens</i>	16,3	(II.)	19,0	(IX.)
<i>Stachys aegyptiaca</i>	13,8	(IV.)	19,3	(XI.)
<i>Zilla spinosa</i> :				
Wuchsort 1 (Plateau)	14,2	(II.)	16,6	(IX.)
Wuchsort 2 (Unter Kliff)	12,1	(II.)	14,4	(IX.)
Wuchsort 3 (I. Terrasse)	14,2	(II.)	14,9	(XI.)
<i>Iphiona mucronata</i> :				
Wuchsort 1 (Plateau)	13,1	(III.)	23,3	(XII.)
Wuchsort 2 (Unter Kliff)	11,6	(II.)	16,0	(XII.)
Wuchsort 4 (I. Terrasse)	13,6	(IV.)	17,8	(XI.)
<i>Pennisetum dichotomum</i>	11,2	(III.)	14,8	(XII.)
<i>Ochradenus baccatus</i>	19,7			
<i>Diploaxis harra</i>	22,0			
<i>Retama retam</i>	14,9		18,2	
<i>Pituranthos tortuosus</i>	13,5		17,0	
<i>Heliotropium arabianense</i>	14,3		15,1	
<i>Pergularia tomentosa</i>	16,3			
<i>Fagonia kahirina</i>	12,2			
<i>Lavandula coronopifolia</i>	11,2			
<i>Scrophularia deserti</i>	12,1			
<i>Centaurea aegyptiaca</i> (bienne Art)	13,1		14,4	
2. Ephemere				
<i>Diploaxis acris</i> 13,6; <i>Trigonella stellata</i> 13,2; <i>Plantago ovata</i> 11,6.				
3. Halophyten				
<i>Nitraria retusa</i>	25,3	(I.)	33,0	(VII.)
<i>Zygophyllum simplex</i> (annuell)	28,9			
<i>Zygophyllum coccineum</i> :				
Wuchsort 1 (Plateau)	29,1	(IV.)	35,6	(IX.)
Wuchsort 2 (Unter Kliff)	20,6	(II.)	29,3	(X.)
Wuchsort 4 (I. Terrasse)	23,6	(IV.)	32,1	(X.)

Unterschiede zwischen Winter und Sommer aufweist (s. Tab. 20).

Der Chloridanteil am potent. osmotischen Druck wurde nicht untersucht, doch ist er bei *Zygophyllum*-Arten immer sehr hoch. Von *Nitraria* weiß man ebenfalls, daß sie an Salzstandorte gebunden ist.

Soweit die Tagesschwankungen des potent. osmotischen Drucks untersucht wurden, sind sie sehr gering, insbesondere bei *Pennisetum*; bei *Zilla* und *Farsetia* betrugen sie etwa 3 atm. Die Wasserbilanz ist also ausgeglichen. Auch nach Bewässerung fiel der potent. osmotische Druck bei *Pennisetum* nur um 2,3 atm und bei *Zilla* nur um 1,7 atm – ein Zeichen, daß die Wassersättigungsdefizite selbst im Sommer nicht groß sind. *Alles das zeigt, daß Wüstenpflanzen keine besondere plasmatische Dürre-resistenz zu entwickeln brauchen. Ihre Anpassungen*

sind mehr morphologisch-anatomischer Natur, wie z. B. starke Ausbildung des Wurzelsystems und Reduktion der transpirierenden Oberfläche.

Noch eindrucksvoller sind die Verhältnisse in Mittel-Ägypten. Hier bei Assiut ist die mittlere Jahrestemperatur 21,7°C (Maximum 49,5°C, Minimum – 0,4°C), wobei die Jahresregengänge von 7 mm bedeutet, daß es alle 10–20 Jahre einmal stärker regnet. Die potent. Evaporation dürfte 4000–5000 mm pro Jahr erreichen. Trotzdem kommen im Wadi El-Assiut, 370 km südlich von Cairo, noch Pflanzen vor. Der Wasserhaushalt der kleinen baumförmigen Asclepiadacee *Leptadenia pyrotechnica* wurde während eines ganzen Jahres untersucht. Der Boden am Versuchsplatz war sandig mit niedrigem Salzgehalt und pH = 7,5–9,1. Es zeigt sich, daß diese Art das ganze Jahr hindurch lebhaft trans-

piert: auf das Frischgewicht berechnet maximal $2\text{--}3\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ bei einer maximalen Evaporation von $1,5\text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$, im Juli maximal $5\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ bei einer maximalen Evaporation von $2\text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$. Im allgemeinen ist die Transpiration im Verhältnis zur Evaporation im Sommer nur etwa auf die Hälfte eingeschränkt mit einem Maximum um 10 h. Die Sättigungsdefizite der Pflanzen sind gering (bis 16,8%), der potentielle osmotische Druck als Maß der Hydratur des Plasmas niedrig. Die Extremwerte im Laufe des Jahres waren 11,6–15,1 bar, bei Vergleichsproben von anderen Standorten 12,3–16,9 bar. Die Tagesschwankungen betrugen im Mittel etwa 1 bar. Die Werte von mehreren Arten in der Nähe waren: *Calligonum comosum* (Psammophyt) 12,3–14,8 bar, *Pulicaria crispa* (malakophylle Art) 18,7 und 20,9; (nur bei Halophyten höher, z. B. *Zygophyllum coccineum* 38,2–42,8 bar und *Anabasis setifera* 36 bar (MIGAHID et al. 1972).

Man kann *Leptadenia* zu den stenohydran Xerophyten rechnen, was für alle Pflanzen mit Milchsaft zu gelten scheint.

Der ausgeglichene Wasserhaushalt dieser Art kommt auf folgende Weise zustande: Die gesamte transpirierende Oberfläche der Pflanze ist klein, weil es sich um einen Rutenstrauch handelt, der nur an den jüngsten Sprossenden kurzlebige Blätter ausbildet; im Gegensatz dazu ist das Wurzelsystem sehr ausgedehnt, z. B. drängen die Wurzeln bei einem 1,6 m hohen Strauch bis 11 m in die Tiefe und erstrecken sich bis 10 m seitlich. Obgleich die obersten 75 cm des Bodens völlig trocken waren, enthielten die tieferen Schichten doch Wasser, das auf sehr seltene, aber starke Regen zurückzuführen ist, die tief in den Boden eindringen, namentlich in den Wadis. Da der Wasserverbrauch der wenigen Pflanzen pro Bodenfläche sehr gering ist, reichen die im Boden gespeicherten Wasservorräte für mehrere Jahrzehnte.

Einige weitere von der Universität Cairo durchgeführte Arbeiten seien nur angeführt: BATANOUNY et al. 1968–1970).

Die oben beschriebene Vegetationsverbreitung kommt zustande, wenn das Wasser linienförmig abfließt, also bei einer *Furchenerosion*. In gleichmäßig und sehr schwach geneigtem Gelände erfolgt der Abfluß dagegen flächenförmig, in Form von *Schichtfluten*. Dort, wo eine solche Schichtflut gestaut wird, sickert das Wasser stärker in den Boden ein, und die Pflanzendecke ist dichter. Auf diese Weise können Vege-

tationsstreifen senkrecht zur Neigungsrichtung zustande kommen, die zuweilen ein regelmäßiges, auf Luftbildern erkennbares Muster ergeben. In Somali wechseln dichte *Andropogon*-Streifen mit kaum bewachsenen ab. Erstere erhalten bei Regenmengen von 150 mm im Jahr doppelt soviel Wasser wie die fast vegetationslosen: Der Wassergehalt des Bodens nach einem Regen war unter *Andropogon* 10%, im Zwischenstreifen nur 6–7% (HODGE 1962, HEMMING 1965). Die Bildung dieser Streifen geht meistens von einzelnen Pflanzen aus, um die vom Wind Boden abgelagert wird, so daß es zur Stauung der Schichtflut und weiterer Ablagerung seitlich kommt. Auf diese Weise kann sich dann schließlich ein bogenförmiger Streifen ausbilden (WHITE 1971). Selbst im tropischen Gebiet hat man Streifenstrukturen beobachtet, wenn durch Termitenbauten vegetationslose Flächen entstehen, von denen das Regenwasser abfließt, was der Randvegetation zugute kommt (WHITE 1970).

Sehr deutlich macht sich die Wirkung des Abflusses am Rande der asphaltierten Autostraßen, die durch aride Gebiete führen, bemerkbar. Das von ihnen abfließende Wasser bewirkt am Rande einen stärkeren Pflanzenwuchs, in ebenen Wüsten oft den einzig erkennbaren.

Das Prinzip der kontrahierten Vegetation ist schon in uralten Zeiten vom Menschen für den **Anbau auf Abfluß** in ariden Gebieten ausgenutzt worden. In S-Tunesien sieht man im hügeligen, trockenen Gebiet bei Matmata an der Sahara-Grenze an den Hängen zerstreut einzelne Dattelpalmen stehen. Bei genauerem Hinsehen erkennt man, daß die Berber jede kleine Erosionsfurche abdämmen und oberhalb vom Damm Boden anhäufeln. Das nach Regen in der Furche abfließende Wasser versickert in diesem Boden und befeuchtet ihn so stark, daß man eine oder mehrere Dattelpalmen anpflanzen oder ein kleines Feld mit Gerste bzw. Ackerbohnen anlegen kann.

Auch im ägyptischen Küstengebiet kennt man ähnliche Systeme aus der römischen Zeit, die dem Weinbau dienten. Es lassen sich auch heute noch dort mit nur 100 mm Regen Oliven kultivieren, wenn man dem Olivengarten die Schichtflut von steinigem Rücken zuführt. Die Einzugsfläche muß mindestens viermal größer sein als die Kulturfläche, und alles Regenwasser sollte abfließen. Wo diese Vorbedingungen erfüllt sind, ist ein Anbau möglich.

In der Negev-Wüste hat man alte Graben- und Dammsysteme entdeckt, die in vorarabischen Zeiten dazu dienten, den Abfluß von höher gelegenen Flä-

chen nach einem Regen zu sammeln und auf tiefer gelegene Ackerflächen zu leiten (TADMOR et al. 1960, 1961). Man hat neuerdings einige dieser Systeme erneuert, und es ist gelungen, selbst bei sehr geringen Jahresniederschlägen noch gute Ernten zu erzielen.

Die Ablaufwassermenge, die von den Niederschlägen in der Regensaison 1970/1971 auf einer Versuchsanlage im Wadi Maschasch (Negev wüste) gesammelt wurde:

Regen- tag	8.12.	10.12.	13.12.	10.1.	12.1.	16.1.	14.2.	13.3.	3.4.	13.4.	14.4.	15.4.	24.4.
Nieder- schläge (mm)	7,0	3,0	17,0	18,5	15,5	1,0	4,5	6,0	11,0	23,0	13,0	4,0	10,0
Ablauf- wasser (mm)	0,4	1,3	7,2	9,1	8,8	0,3	1,0	1,5	3,5	10,3	5,8	3,8	6,8
in %	5	43	42	49	56	30	22	25	32	45	45	95	68
Jahresmittel:	42												

Auf einer Kleinparzelle von 250 m² hatten sich etwa 15 m³ Ablaufwasser gesammelt (= 60 mm Regen). Die Abflußmenge hängt sehr stark davon ab, ob der Regen auf trockenen oder nassen Boden fällt (vgl. oben am 15.4.71).

Die hier gemachten Ausführungen bezogen sich in erster Linie auf die perennen Arten der Wüstenvegetation. Nur diese stellen sich auf die mittleren klimatischen Verhältnisse ein. In ungünstigen Jahren können sie große Teile ihrer Sproßmasse durch Vertrocknen verlieren oder an einzelnen Stellen ganz absterben. In guten Regenjahren treiben sie üppiger aus oder besiedeln mit ihren Keimlingen neue Flächen. Daneben gibt es aber in allen ariden Gebieten noch zahlreiche Arten, die die «ephemere Vegetation» darstellen und von der Niederschlagsmenge des betreffenden Jahres abhängen. Sie bedingen sozusagen die «Pufferung» der Vegetation, die zum Ausgleich der Niederschlagsschwankungen dient. In günstigen Jahren können die perennen Arten nicht alles zur Verfügung stehende Wasser ausnützen. Um so besser vermögen es die Ephemerer. Sie keimen zu Tausenden und überziehen als grüner und während der Blüte bunter Schleier die ganze Wüste. Sie sind viel weniger standortsgebunden und wachsen überall, wo der Boden einige Zeit feucht bleibt. Ist das in schlechten Regenjahren nur in den Senken der Fall, dann treten sie nur dort auf. Ist die Bodenbefeuchtung gering, dann steigt die Zellsaftkonzentration der Annuellen rasch an, und es entstehen viele Zwergexemplare, die früh zur Blüte gelangen und wenige Früchte und Samen

Eine zusammenfassende Darstellung der Verhältnisse auf der neuen Versuchsfarm Avdat gibt EVENARI (EVENARI et al. 1971). Folgende Tabelle gibt eine Vorstellung von den Abflußmengen eines Wadis während der Winterregenzeit 1970/71:

ausreifen. Hält dagegen die Regenzeit länger an, so entwickeln sich die Pflanzen unter den günstigen Hydraturbedingungen sehr kräftig und bilden gegen Ende der Vegetationszeit eine große Zahl von Blüten und Früchten aus, so daß der Samenvorrat im Wüstenboden wieder ergänzt wird. Die Dichte der Ephemerer richtet sich somit nach der jeweiligen Regenmenge. Von dieser wird aber auch die floristische Zusammensetzung bestimmt, und zwar aus folgenden Gründen.

1. Die einzelnen annuellen Arten keimen nur innerhalb eines sehr engen Temperaturbereichs, die einen bei höheren Temperaturen (Sommerephemerer), die anderen bei tieferen (Winterephemerer). Es hängt deshalb von den Temperaturverhältnissen nach dem Regen ab, welche Arten keimen und welche in Ruhe bleiben.

2. Unter den Ephemerer finden wir alle Abstufungen hinsichtlich der Raschwüchsigkeit und der Ansprüche an das Wasser. Es gibt hygromorphe, zartblättrige Arten, die rasch wachsen, aber gute Durchfeuchtung des Bodens und nicht zu extreme Verdunstungsverhältnisse verlangen. Andere wieder sind schon xeromorpher gebaut, häufiger stark behaart oder sukkulent. Sie vertragen eine kurze Dürrezeit innerhalb der Regenzeit sehr viel besser, entwickeln auch ein stärkeres Wurzelsystem, wachsen dafür aber langsamer.

3. Die Konkurrenz macht sich während der kurzen günstigen Jahreszeit bei Ephemerer genauso bemerkbar wie in jeder anderen Pflan-

zengemeinschaft. Bringt die Regenzeit viel Regen und sind der Boden und die Luft längere Zeit hindurch feucht, so werden die hygromorphen und raschwüchsigen Arten im Vorteil sein und die mehr xeromorphen zurückdrängen. Wenn dagegen die Regen unregelmäßig fallen, so daß der Boden zwischendurch in den oberen Schichten austrocknet, dann gewinnen die xeromorphen Arten die Oberhand, denn sie halten stärkere Hydraturabnahmen aus.

Es ist deshalb verständlich, daß im Gegensatz zu der perennen Vegetation die ephemere Vegetation von Jahr zu Jahr ein sehr wechselvolles Bild zeigt. Als im Jahre 1934 in Südwesafrika nach drei sehr schlimmen Dürre Jahren eine nie dagewesene Regenzeit einsetzte und monatelang anhielt, behaupteten die Farmer, es seien ganz neue Arten aufgetreten, die sie noch nie beobachtet hätten. Die genauere Nachprüfung dieser Angaben zeigte jedoch, daß es sich um Arten handelte, die feuchte Standorte bevorzugen und deshalb in normalen Regen Jahren ein sehr bescheidenes und von den Farmern nicht beachtetes Dasein fristen und nur an geschützten Stellen zwischen Felsblöcken oder in Erosionsrinnen zur Blüte gelangen, wie z. B. die Composite *Nidorella*. Durch die extremen Regenfälle war der Boden jedoch überall so feucht, daß *Nidorella* zur Vorherrschaft gelangte und in kurzer Zeit große Flächen durch ihre Blüten gelb färbte, was natürlich niemand übersehen konnte.

Auch die Geophyten, die wir zum Teil zu den Ephemerem rechnen können, weil sie oft eine sehr kurze Vegetationszeit haben und bei eintretender Dürre wieder einziehen, zeigen eine sehr starke Abhängigkeit ihrer Entwicklung von dem Ausmaß der Niederschläge. Sie werden auch als *Ephemeroide* bezeichnet.

Es sind meist Zwiebel- und Knollenpflanzen, deren Speicherorgane oft sehr tief im Boden sitzen. Nach Angaben von Ortsansässigen sollen diese Geophyten, wenn die Regenzeit nicht günstig ist, viele Jahre überhaupt nicht austreiben, um dann nach sehr starken Niederschlägen in gewissen Jahren üppig zu blühen. Wir konnten diese Angaben, die eine mehrjährige Beobachtungszeit voraussetzen, nicht nachprüfen. Sie scheinen uns jedoch sehr glaubwürdig zu sein. Der Boden, in dem die Knollen oder Zwiebeln liegen, trocknet während der Dürrezeit völlig aus. Nur wenn die Regen so ausgiebig sind, daß sie den Boden tiefer durchfeuchten und die von den Speicherorganen neu gebildeten Wur-

zeln genügend Wasser aufzunehmen vermögen, ist ein Austreiben des Blütenschaftes und der Blätter gewährleistet. Ist dies nicht der Fall, dann bleiben die Zwiebeln und Knollen im Ruhezustand. Sie sind im Erdboden so gut vor Wasserverlusten geschützt, daß sie selbst nach vielen Jahren nicht austrocknen.

In einzelnen Jahren können Geophyten bei ansteigender Bodentemperatur schon vor dem Einsetzen des Regens austreiben. Das ist ein Zeichen dafür, daß noch gewisse, wenn auch geringe Wasserreserven in tieferen Bodenschichten nach guten vorhergegangenen Regen Jahren verblieben sind. Meistens ist das auf stark überweideten Flächen der Fall. Ob einige Geophyten in den Zwiebeln oder Knollen so viel Wasser speichern, daß sie ohne Wasseraufnahme den Blütenschaft ausbilden, wurde noch nicht nachgeprüft, erscheint jedoch unwahrscheinlich.

Ein Wettbewerb zwischen den ausdauernden Arten und den Ephemerem besteht kaum. Wie wir bereits sagten, sind die ausdauernden Arten nicht imstande, alles Wasser, das während einer guten Regenzeit im Boden vorhanden ist, für sich auszunutzen. Die oberen Bodenschichten werden von ihnen nur selten durchwurzelt. Auch stehen die ausdauernden Arten in so lockeren Gemeinschaften, daß eine Beschattung der Ephemerem kaum in Frage kommt. Häufig kann man sogar beobachten, daß sich die Beschattung unter den Kronen der ausdauernden Arten günstig auswirkt, denn hier ist die Verdunstung von der Bodenoberfläche herabgesetzt; die zarten Pflanzen werden vor den Sonnenstrahlen geschützt. Deshalb beobachtet man oft nach dem Ende der Regenzeit, wenn auf den freien Flächen die ephemere Vegetation schon vertrocknet ist, daß sie sich im Schutz der Holzpflanzen noch einige Zeit hält.

Für die Wüsten mit episodischen Regen gilt dasselbe, was wir über das Verhalten der Ephemerem in den Wüsten mit mehr oder weniger regelmäßigen Regenzeiten gesagt haben. Nur treten die Ephemerem dort nicht jedes Jahr auf, sondern ausschließlich in den Jahren und in den Gebieten mit einem ausnahmsweise starken Regenfalle. Zum Beispiel ist die äußere Namib-Wüste in Südwesafrika normalerweise fast vegetationslos. Aber 1934 fielen auch dort über 100 mm Regen, und die Wüste bedeckte sich mit einem reichen Mesembryanthemenflor, den wir selbst noch 1935 in abgeschwächtem Ausmaße antrafen, weil die sukkulenten Arten so viel

Wasser aufspeichern, daß sie ohne Regen über ein Jahr am Leben bleiben und sogar blühen können.

8.10 Die Bedeutung der Bodenarten für die Wasserverhältnisse und die Vegetation in Trockengebieten

Die Menge des in den Boden eindringenden Wassers, die nicht nur von der Höhe der Niederschläge, sondern, wie wir sahen, auch von dem Abfluß bzw. Zufluß abhängt, steht nur zum Teil den Pflanzen zur Verfügung. Um das zu erläutern, sollen die ziemlich komplizierten Verhältnisse an Hand eines Schemas veranschaulicht werden (Abb. 112).

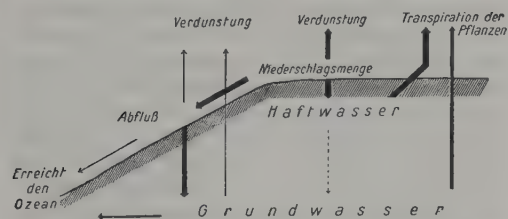


Abb. 112: Schematische Darstellung des Wasserhaushaltes in ariden Gebieten. Weitere Erläuterungen im Text (aus WALTER und VOLK 1954).

Die auf die Bodenoberfläche fallende Niederschlagsmenge wird, eventuell vermehrt durch oberflächlichen Zufluß, zum Teil in den Boden einsickern, zum Teil aber auch direkt wieder verdunsten oder oberflächlich abfließen. Das in den Boden mehr oder weniger tief einsickernde Wasser wird als «Haftwasser» von den Bodenteilchen zurückgehalten. Ein Überschuß, der als Senkwasser das Grundwasser erreicht, fehlt in ariden Gebieten meistens ganz. Der Boden wird nur bis zu einer gewissen Tiefe periodisch durchfeuchtet; darunter befindet sich der «tote Boden», der kein für die Pflanze ausnutzbares Wasser enthält.

Das oberflächlich abfließende Wasser gelangt durch die Erosionsrinnen in die Täler. Nach sehr starken Regen bildet sich ein Wasserstrom, der in küstennahen Wüsten das Meer erreichen kann, sonst aber nur bis zu abflußlosen Depressionen gelangt. Nach geringen Niederschlägen versickert das Wasser rasch im Flußbett und wird von diesem aus das Grundwasser speisen. Dort, wo das Grundwasser nahe

an die Oberfläche gelangt, kann Wasser durch Verdunstung von der Bodenoberfläche oder durch tief wurzelnde Pflanzen verlorengehen.

Das außerhalb der Flußtäler befindliche Grundwasser wird somit in ariden Gebieten hauptsächlich durch Felsklüfte und die episodisch wasserführenden Trockentäler gespeist. Es kann aber auch ganz fehlen.

Für die Vegetation ist die Menge des Haftwassers im Boden von Bedeutung. Dieses bildet das Wasserreservoir, aus dem die Pflanze schöpfen kann, wobei der Wasservorrat im Boden nicht nur von der Höhe und Häufigkeit der Niederschläge abhängt, sondern in sehr starkem Maße von der Bodenart.

Für den Anteil des oberflächlichen Zu- und Abflusses spielt neben der Neigung auch die Durchlässigkeit des Bodens eine Rolle.

Im allgemeinen ist der Abfluß bei Tonböden am größten, bei Sandböden gering und bei lokaleren Steinhalden fehlt er ganz. Je größer der Abfluß ist, desto weniger Wasser dringt in den Boden ein. Dieser Faktor wird somit die Trockenheit von Tonböden verstärken. Von einer kompakten Felsoberfläche ist allerdings der Abfluß ebenfalls sehr hoch, doch wird er durch Spalten verringert. SMITH (1949) weist auf die Tatsache hin, daß in ariden Gebieten jeder nackte Boden unter dem Einfluß des Tritts der Weidetiere, des Druckes der Autoreifen oder durch den Aufprall von Regentropfen oberflächlich verdichtet wird, wodurch der Abfluß stark ansteigt. Das gilt auch von zeitweilig überschwemmten Böden, namentlich, wenn sie leicht tonig sind. Überschwemmungsterrassen bedecken sich deshalb nur schwer mit Pflanzenwuchs, denn die Schichtfluten spülen auch die Samen nach jedem Regen hinweg.

Aber nicht nur der Abfluß, sondern auch der Anteil des in den Boden eingedrungenen Wassers, der wieder verdunstet bzw. als Haftwasser gespeichert wird, hängt von der Bodenart ab. Es muß betont werden, daß hinsichtlich der für die Pflanzen maßgeblichen Wasserverhältnisse die Bodenarten in den ariden Gebieten sich gerade entgegengesetzt verhalten wie in den humiden Gebieten. In den letzteren gelten die tonigen Böden mit ihrer hohen Wasserkapazität als die feuchtesten, die Sandböden und namentlich die steinigten Felsböden als die trockensten. *In ariden Gebieten ist es umgekehrt.* Die Gründe dafür sind folgende: die Böden in ariden Gebieten sind niemals ganz durchfeuchtet. Größere Wasservorräte findet man nur in den oberen Schich-

ten, soweit der Regen während der Regenzeit eindringt. Nehmen wir an, es fielen 50 mm Regen. Diese werden bei einem tonigen Boden nur die oberen 10 cm befeuchten, bei sandigen Böden dringen sie dagegen 50 cm tief ein und noch viel tiefer in steinige Böden, bei denen nur die in den Felsspalten befindliche Feinerde das Wasser zurückhält (Abb. 113).

Nach dem Regen setzt die Verdunstung ein. Beim Tonboden, der bald Risse erhält, werden die oberen 5 cm rasch austrocknen, d. h. 50 % der Regenmenge gehen verloren. Beim Sandboden trocknet zwar auch die Oberfläche aus, aber die kapillaren Wasserfäden reißen bald ab, und der Rest, über 90 % der Regenmenge, verbleibt im Boden. Beim Felsboden findet praktisch überhaupt keine Verdunstung statt. Das Speichervermögen ist somit optimal. Wir können deshalb in ariden Gebieten unter gleichen klimatischen Bedingungen an felsigen Standorten eine Baumvegetation finden, auf Sanden eine Grasvegetation, während tonige Böden fast vegetationslos bleiben. Diese vom Verf. für die ariden Teile im Westen von Nordamerika gegebene Erklärung wurde in der Negev-Wüste durch HILLEL und TADMOR 1962 bestätigt. Sie finden bei gleichem Jahresniederschlag auf Löß-Flächen eine für Pflanzen ausnutzbare Wassermenge = 35 mm, an felsigen Standorten (von denen jedoch viel Regenwasser oberflächlich abfließt) etwa = 50 mm, in Sandböden = 90 mm und in Trockentälern (die Zufluß erhalten) = 250–500 mm.

Hat ein Felsboden nur wenige Klüfte, so kann das Wasser, diesen folgend bis zum Grundwasser absinken. In diesen Klüften ist die Feinerde somit von der Bodenoberfläche bis zum Grundwasserspiegel durchfeuchtet, und daher hat eine Pflanzenwurzel die Möglichkeit,

innerhalb der Klüfte bis zum Grundwasser hinabzuwachsen, wodurch die Wasserversorgung der Pflanze das ganze Jahr hindurch gewährleistet ist. An solchen Standorten finden wir Arten mit sehr tiefgehenden Pfahlwurzeln. Aber diese Art der Bewurzelung ist im Gegensatz zu den Ausführungen in den Lehrbüchern eine Ausnahme. Die Wurzeltiefe hängt ganz von der Tiefe der Bodendurchfeuchtung ab, und diese ist in ariden Gebieten im allgemeinen sehr gering.

Ein interessantes Beispiel, wie man tiefes Grundwasser zur Aufforstung von Wüstengebieten ausnutzen kann, sahen wir bei Basrah in Mesopotamien. In 15 m Tiefe ist unerschöpfliches Grundwasser vorhanden, denn es wird durch Kiesschichten von Euphrat und Tigris gespeist. Bei 120 mm Jahresniederschlag werden jedoch nur die oberen Bodenschichten durchfeuchtet. Der darunter liegende trockene Boden verhindert das Vordringen von Wurzeln zum Grundwasser. Es entwickelt sich nur eine ephemere Vegetation nach Winterregen. Das Grundwasser wird jedoch durch Brunnen erschlossen, meist auf primitive Weise gehoben und zur Bewässerung von Gemüse (Zwiebeln, Tomaten, Kürbisse) im Kleinbetrieb verwendet. Bei den hohen Sommertemperaturen (bis 50°C) muß achtmal am Tage Wasser in die Furchen geleitet werden. Infolge der starken Verdunstung versalzt der Boden sehr rasch. Gemüse kann nur ein Jahr angebaut werden. Aber zwischen das Gemüse werden Stecklinge von *Tamarix articulata* gesteckt, die sich rasch bewurzeln. Da der Boden durch die starke Bewässerung von der Oberfläche bis zum Grundwasser durchfeuchtet ist, können die *Tamarix*-Wurzeln auch nach Aufhören der Bewässerung immer tiefer hinunterwachsen, bis sie das Grundwasser erreichen. Die Existenz der Bäume ist nun gesichert. Diese werden alle 25 Jahre geschlagen und treiben durch Stockauschläge immer wieder aus. An Stelle der Wüste entsteht auf den verlassenen Bewässerungsflächen ein Wald.

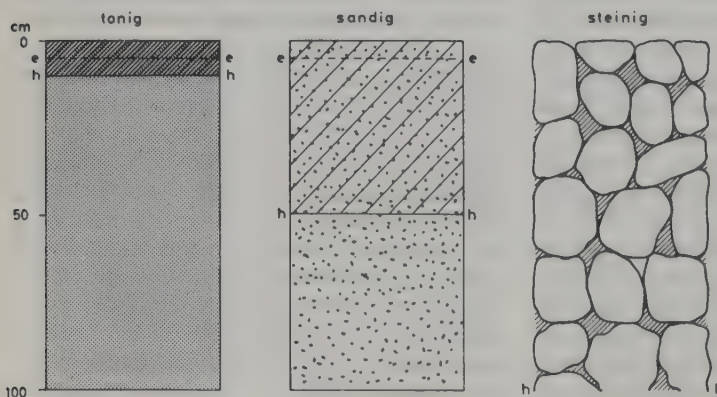


Abb. 113: Schematische Darstellung der Wasserspeicherung von verschiedenen Bodenarten in ariden Gebieten nach einem Regen von 50 mm. h–h = untere Grenze der Bodendurchfeuchtung; e–e = untere Grenze, bis zu der der Boden wieder austrocknet. Der tonige Boden speichert 50 %, der sandige 90 % und der steinige 100 % des Niederschlages.

Berücksichtigt man den Einfluß des Reliefs, der Bodenarten und des Bodengefüges auf die Wasserführung neben den klimatischen Einflüssen, so muß man sagen, daß wir es in den ariden Gebieten mit einer unendlichen Mannigfaltigkeit der Standortverhältnisse zu tun haben, ja, daß kaum zwei Standorte einander vollkommen gleichen. Man kann deswegen der oft geäußerten Ansicht, daß die Mannigfaltigkeit der Anpassungstypen bei den Pflanzen eine größere ist als die Mannigfaltigkeit der Standorte, nicht beipflichten. Nur wenn man die Standorte sehr grob in einige wenige Typen einordnet, bei den Pflanzen aber jede kleine spezifische Reaktionsweise, z. B. Unterschiede in der Transpirationshöhe, als Besonderheit wertet, ließe sich eine solche Feststellung rechtfertigen. Richtig ist die Behauptung vielleicht insofern, als auf

einem begrenzten, uns einheitlich erscheinenden Standort Pflanzen vorkommen, die verschiedenen ökologischen Typen angehören, wobei wir aber meist nicht in der Lage sind festzustellen, ob der Boden ihnen bei gewissen Unterschieden der Bewurzelung wirklich einheitliche Standortsbedingungen bietet. Dazu kommt, daß jede Pflanzenart einen bestimmten ökologischen Spielraum besitzt, so daß dieselben ökologischen Typen an verschiedenen Standorten zu wachsen vermögen. Da die Zahl der Pflanzenarten und um so mehr die Zahl der ökologischen Typen begrenzt ist, die Standorte aber unendlich viele feine Abstufungen zeigen, so könnte man sogar eine gegenteilige Ansicht als die oben erwähnte vertreten. Aber solche allgemeinen Feststellungen haben nur einen geringen wissenschaftlichen Wert.

9 Gesetz der relativen Standortskonstanz Ökotypen und Ökokline

Es gibt Arten, die eine sehr weite Verbreitung besitzen und scheinbar unter sehr verschiedenen klimatischen Bedingungen wachsen. Wasserpflanzen haben zum Teil eine kosmopolitische Verbreitung, aber das ist darauf zurückzuführen, daß sie überall bestimmte Nischen mit einer ähnlichen Umwelt vorfinden. Als Beispiel nennen wir *Ceratophyllum demersum*. Diese Art wächst in Wasserbecken der Tropen, aber auch in solchen der winterkalten Zone. In letzteren bildet dieses Hornkraut ruhende Winterknospen (Turonen) und überwintert am Grunde des Wasserbeckens. Annuelle Unkrautarten brauchen zu ihrer Entwicklung nur eine kurze Zeit auf Biotopen ohne Konkurrenz. Das können Äcker in ariden Gebieten mit einer kurzen Regenzeit sein, oder solche der gemäßigten Zone mit kurzen warmen Sommern, aber auch häufig umgeackerte Böden des warmen Klimas. Von größerer ökologischer Bedeutung sind zwei andere Ursachen:

- a) der Biotopwechsel nach dem Gesetz der relativen Standortskonstanz und
- b) die Ausbildung von Ökotypen und Ökoklinen.

9.1 Das Gesetz der relativen Standortskonstanz und des Biotopwechsels

Durch den Biotopwechsel gleichen viele Arten Unterschiede des Großklimas aus, indem sie lokale kleinklimatische Unterschiede ausnutzen und auf diese Weise unter relativ konstanten Standortbedingungen wachsen. Z. B. eine Art der Nordhemisphäre, die ein wärmeres Klima bevorzugt, wird in einem kälteren Klima die Eu-Klimatope meiden und nur an warmen Südhängen wachsen, während Arten des kälteren Klimas in den wärmeren Klimagebieten nur an Nordhängen vorkommen.

Das gilt entsprechend auch für die Vegetation – die zonale Vegetation gedeiht in den anderen Zonen nur extrazonal unter ähnlichen Temperaturbedingungen. In Gebirgsgegenden findet man Arten oder Pflanzengesellschaften hoher

Breiten nur in höheren Lagen oder in kalten Schluchten, arktische Arten in den Alpen nur in der alpinen Stufe mit ebenso kurzer, wenn auch klimatisch nicht identischer Vegetationszeit (vgl. 3.3.). Die mitteleuropäische Buche (*Fagus sylvatica*) kommt noch auf Sizilien am Ätna an der oberen Baumgrenze vor, wo das Klima in der Wolkenstufe im Sommer feucht und nicht heiß ist, was den normalen ökologischen Ansprüchen der Buche entspricht. Das Heidekraut (*Calluna vulgaris*), das im ozeanischen Klima Westeuropas an offenen Standorten wächst, zieht sich in Osteuropa in Kiefernwälder zurück, in denen die Böden feuchter bleiben. Andererseits findet man bodenvage Arten der östlichen Waldsteppe in Westeuropa nur an trockenen und im Sommer warmen Kalk- und Lößhängen in südlicher Exposition. Dagegen wächst die Buche, die in Westeuropa Kalkstandorte bevorzugt, in Nordgriechenland auf den für ihre Wasserversorgung günstigeren Silikatgesteinsböden.

Auf die Allgemeingültigkeit dieses Gesetzes des Biotopwechsels und der relativen Standortskonstanz wurden wir in Südwestafrica aufmerksam, in einem ariden Gebiet mit vom Menschen noch wenig beeinflusster Vegetationsdecke, sowie mit Jahresniederschlägen, die von Nord-Osten nach Süd-Westen von 600 mm bis unter 100 mm abnehmen, bei ziemlich gleichbleibenden Temperaturverhältnissen (WALTER, H. u. E. 1953, Neudruck in «Pflanzengeographie» 1978, Wiss. Buchgesellschaft Darmstadt). In ariden Gebieten sind die Wasserverhältnisse am ungünstigsten auf schweren Böden (vgl. Teil 8.10). Sie sind besser auf leichten sandigen Böden und noch besser auf spaltenreichen Felsböden und besonders günstig auf Böden mit ständigem Grundwasser in geringer Tiefe. Diese Tatsache gibt verschiedenen Baumarten die Möglichkeit durch Biotopwechsel von den feuchtesten Gebieten aus bis in die trockensten vorzustoßen, ohne daß ihre Wasserversorgung darunter leidet.

Der Dornbaum *Acacia giraffae* (= *erioloba*) kommt am westlichen Kalaharirand bei relativ hohen Niederschlägen auf den ebenen Sandflächen vor, südlicher mit weniger Regen auf den

nur wenig bewachsenen Dünenzügen und bei noch größerer Trockenheit auf den Rivier-Terrassen, während am Rivier (Trockenfluß) selbst die *Acacia horrida* dichte Bestände bildet. Im fast regenlosen südwestlichen Trockengebiet fehlt die letztere Art und *A. giraffae* dringt entlang der grundwasserführenden Riviere bis in die Namibwüste vor. Auf Blockhalden und Felsstandorten wächst diese Baumart nicht.

Der Rotfruchtbaum oder Omuhama (*Terminalia prunioides*) mit leuchtend rotgeflügelten Früchten braucht viel Feuchtigkeit und ist deshalb hauptsächlich im Nordosten des Landes verbreitet. Aber man findet diese Art sogar noch im Namibgrenzgebiet mit nur 100 mm Regen am Fuße glatter Granitwände, wo sich das von diesen abfließende Regenwasser sammelt oder entlang kleiner Riviere, während in den Wäldern an großen Rivieren diese Baumart nicht konkurrenzfähig ist.

Umgekehrt verhält sich der Dreidorn (*Rhizoglossum trichotomum*), eine typische kleine Strauchart der trockenen Landesteile. Im feuchten Nordosten findet man sie nur auf Kalkkrusten, im Wüstenrandgebiet dagegen auf Blockhalden und schließlich in den Erosionsrinnen, in denen nach seltenen Regen etwas Wasser einsickert.

Man kann in ariden Gebieten unter Berücksichtigung der Bodenart, des Reliefs und der Abflußmenge folgende Reihenfolge der Biotope von den trockensten zu den feuchtesten unterscheiden:

1. Hänge mit undurchlässigen Böden und hohem Abfluß,
2. Überschwemmungsterrassen mit oberflächlich verdichteten Böden,
3. Tonige Böden auf ebenen Flächen mit hoher Verdunstung,
4. Sandige, ebene Flächen, in die der Regen gut eindringt,
5. Sanddünen (unbewegliche),
6. Schutthänge und steinige Flächen mit geringer Verdunstung,
7. Zerklüftete Felsen, die gut Wasser speichern,
8. Wasserzügige Stellen am Hangfuß mit Wasserzufluß,
9. Erosionsrinnen, zeitweise wasserführend und Wasser im Boden speichernd,
10. Trockentäler mit einem ständigen Grundwasserstrom in geringer Tiefe.

In dieser Reihenfolge findet bei den einzelnen Arten ein Wechsel der Wuchsorte statt, wenn wir ihre Verbreitung, von feuchteren Ge-

bieten ausgehend, bis in die trockensten verfolgen. Natürlich machen sich bei den einzelnen Arten je nach den Wasseransprüchen und je nach der Ausbildung des Wurzelsystems Unterschiede bemerkbar.

Selten gehen 2 Arten ganz parallel. Die einen werden felsige Standorte bevorzugen, die anderen sandige. Bestimmte Baumarten feuchterer Gebiete findet man plötzlich in Trockengebieten auf einem zerklüfteten Felsbuckel oder am Fuße eines Hanges im Granitgebirge, andere dagegen nur in Tälern mit Grundwasser, denn hier müssen sie eine zeitweise Überschwemmung vertragen und dem reißenden Wasser trotzen. Die allgemeine Tendenz ist jedoch unverkennbar, so daß wir ein *Gesetz der relativen Standortskonstanz und des Biotopwechsels* aufstellen können:

Wenn innerhalb des Areal einer Pflanzenart das Klima sich in einer bestimmten Richtung ändert, so tritt ein Biotopwechsel ein, wodurch die Klimaänderung kompensiert wird, d.h. die Standortbedingungen an den verschiedenen Biotopen bleiben mehr oder weniger gleich. Dieses Gesetz gilt nicht nur für die Hydraturverhältnisse in ariden Gebieten, sondern ganz allgemein für alle Faktoren, die durch das Klima mitbestimmt werden. Der große Nachteil der Arealkarten besteht darin, daß bei ihnen nicht das Verbreitungsgebiet auf den Euklimatopen, für die das Großklima maßgebend ist, hervorgehoben wird, sondern alle extrazonalen Außenposten mit einbezogen werden, wodurch das Areal meist viel zu groß erscheint.

Besonders schöne Beispiele für die Gültigkeit des Gesetzes finden wir bei SMITH (1949), im Sudan (Abb. 114). Auch er unterscheidet im Sudan nach zunehmend günstigeren Wasserhältnissen 14 verschiedene Biotope. Diese erlauben es den Arten, unter sehr verschiedenen Klimaverhältnissen zu wachsen. Die Spannweite der Jahresniederschläge beträgt z. B. für die einzelnen Arten

<i>Acacia seyal</i>	370–800 mm
<i>Khaya senegalensis</i>	400–1050 mm
<i>Prosopis africana</i>	480–1100 mm
<i>Tamarindus indica</i>	500–1200 mm
<i>Dalbergia melanoxylon</i>	360–1200 mm

Dabei tritt natürlich in den verschiedenen Klimagebieten ein Biotopwechsel ein.

Acacia tortilis z. B. wächst:

bei 50 mm in der Wüste in Erosionsrinnen,
bei 150 mm nahe von Khartoum auf Sandböden,

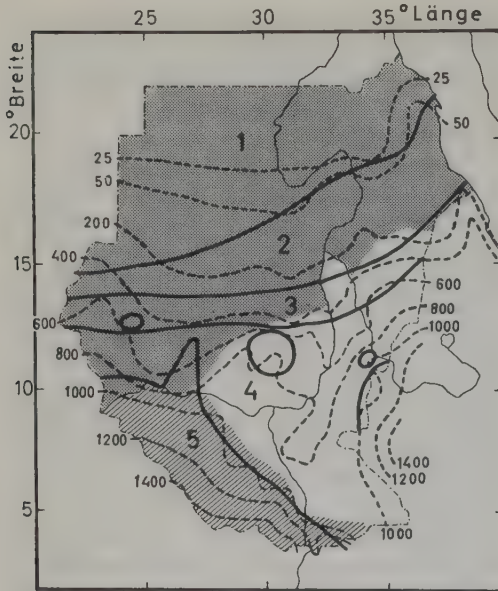


Abb. 114: Karte des Sudan mit Jahresniederschlägen (gestrichelte Linien) von 25–1400 mm, mit den Bodenarten (punktierte Fläche = Sandböden, schraffierte Fläche = Eisen-Sandstein, weiße Fläche = Tonböden) sowie den Vegetationszonen, und zwar 1. Vollwüste, 2. Akazien-Halbwüste, 3. Akazien-Kurzgras-Savanne, 4. Akazien-Langgras-Savanne, 5. Tropischer Trockenwald. Kreise: Gebirgsmassive mit Wald in der Akazien-Zone (nach SMITH, verändert aus WALTER 1973).

bei 300 mm im Kassala-Bezirk auf Tonböden und
bei 500 mm auf trockenen Hängen der Butana-Hügel.

Hyphaene thebaica kommt vor:

bei 100 mm in Erosionsrinnen und längs Flüssen, bei 600 mm auf roten Lehm Böden, bei 750 mm auf lehmigen Rücken und bei 900 mm auf schweren Tonböden.

Sterculia setigera, die bei 1200 mm auf Flächen wächst, tritt bei 300 mm nur auf felsigen Erhebungen auf. *Albizia aylmeri* findet man bei 800 mm auf Tonböden, während sie auf Sanddünen noch mit 300 mm auskommt.

Gerade für die günstigeren Verhältnisse auf Sandböden im Vergleich zu tonigen Böden bringt SMITH sehr viele Beispiele. Denn der Sudan ist für solche Vergleiche besonders günstig, da der westliche Teil aus weiten Sandflächen besteht, während für die Ebene im Osten Tonböden bezeichnend sind. Man kann allgemein feststellen, daß für das Vorkommen der ver-

schiedenen Arten auf Sandböden nur zwei Drittel der Niederschlagsmenge von der auf Tonböden notwendig sind. So liegt z. B. die Hauptverbreitung der *Acacia senegal* auf Sandböden bei 400 mm Niederschlag, auf Tonböden bei 600 mm.

Die Wasseransprüche der Arten kann man nur beurteilen, wenn man ihr Vorkommen auf gleichen, ebenen Böden ohne Zu- und Abfluß vergleicht. Dann läßt sich für den Sudan bei zunehmendem Niederschlag nachstehende Aufeinanderfolge der vorherrschenden *Acacia*-Arten feststellen: *Acacia flava*, *A. orfota*, *A. tortilis*, *A. raddiana*, *A. mellifera*, *A. fistula*, *A. senegal*, *A. seyal*, *A. drepanolobium*, *A. campylacantha*, *A. sieberiana*, *A. albida*, *A. hebecladoides*, *A. abyssinica*. Natürlich können auch bei einem bestimmten Jahresniederschlag mehrere Arten nebeneinander vorkommen, aber dann sind sie auf verschiedene Biotope verteilt, die anspruchsloseren begnügen sich mit den trockeneren Standorten, die anspruchsvolleren treten auf den feuchteren auf. Da der Tongehalt in ariden Gebieten die Wasserführung des Bodens ungünstig beeinflusst, so ergeben sich für das Vorkommen der einzelnen Arten klare Beziehungen zwischen Niederschlagsmenge und Tongehalt der Böden (Abb. 115).

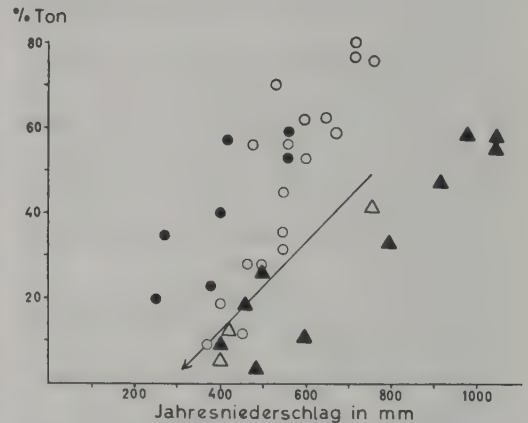


Abb. 115: Die Verbreitung verschiedener Holzarten im Sudan in Abhängigkeit vom Tongehalt des Bodens (Ordinate) und dem Jahresniederschlag in mm (Abszisse). Helle Kreise – *Acacia seyal*, schwarze Kreise – *Acacia mellifera*, helle Dreiecke – *Prosopis africana*, schwarze Dreiecke – *Khaya senegalensis*. Der lange Pfeil trennt die Holzarten der Akazienzone von denen des tropischen Trockenwaldes (nach SMITH, verändert aus WALTER 1973).

Je tonreicher der Boden ist, eine desto höhere Niederschlagsmenge wird gebraucht. Die Verhältnisse auf Tonböden können für die Holzpflanze günstiger werden, wenn diese durch Wind herangeführten Sand auffangen und um sich herum eine Düne bilden, die sich langsam erhöht, bis die Sträucher die Kuppe einer größeren Sanddüne krönen.

Bei unbeweglichen Dünen sind die Dünenkämme besonders günstige Standorte. Das läßt sich z. B. in der südlichen Kalahari erkennen, wo die etwa 5–51 m hohen und bis 3 km langen Dünen parallel nebeneinander in etwa 230 m Entfernung von NW nach SE verlaufen und ein 117 000 km² großes Gebiet bedecken. Der Sand auf den Dünenkämmen ist gröber als in den Tälern, Gräser als Konkurrenten treten zurück, der Boden ist auch offener. Deshalb können hier Baumarten gedeihen, wie *Albizzia anthelminthica*, *Terminalia sericea*, *Acacia giraffae*, *Boscia albitrunca* und *Acacia haematoxylon*. Von diesen haben *Albizzia* und *Terminalia* ihr Hauptverbreitungsgebiet viel weiter im niederschlagsreicheren Norden, weil sie höhere Ansprüche an die Wasserverhältnisse stellen. Die endemische *Acacia haematoxylon* ist konkurrenzwach und nur auf diesen günstigen Standort der unbeweglichen Dünenrücken beschränkt (LEISTNER 1961, 1964).

9.2 Ökotypen und Ökokline

Die Grundeinheit der Pflanzensystematik oder Taxonomie ist die Art oder *Species*. Auch der Ökologe benutzt diese Einheit, um die Pflanzen genau zu bezeichnen, die er im Felde untersucht und deren kausale Beziehungen zur Umwelt er aufklären will. Wir wissen jedoch, daß die Arten genetisch nicht einheitlich sind, sondern daß es sich bei ihnen um Populationen handelt, also um Gemische von vielen verschiedenen Biotypen. Die Art ist eine Abstraktion und wird von Taxonomen festgelegt, die auf Grund eines sehr reichhaltigen Materials diejenigen Individuen zusammenfassen, die in den dem betreffenden Bearbeiter wesentlich erscheinenden morphologischen Merkmalen übereinstimmen und sich von anderen Individuen deutlich unterscheiden. Solche Arten besiedeln oft ein sehr großes Gebiet, das in seinen einzelnen Teilen meistens deutliche klimatische Unterschiede aufweist. Innerhalb dieses Gebietes findet man zudem die Arten oft an Standorten mit verschiedenen

Böden oder verschiedenen mikroklimatischen Verhältnissen.

Als Beispiel führen wir die Kiefer (*Pinus sylvestris*) an, die von Lappland bis in die südlichen Gebirge Spaniens und bis über den Ural hinaus in Sibirien vorkommt. Man findet sie in den borealen Wäldern zusammen mit Fichten, vor allen Dingen auf Brandflächen, aber auch mit Eichen gemischt im Waldsteppengebiet. Sie wächst auf trockenen Felsrücken sowie auf nassen Hochmooren.

Untersucht man nun Kiefern verschiedener Herkunft unter gleichen Umweltbedingungen, so kann man feststellen, daß sie ökologisch deutliche Unterschiede hinsichtlich Wüchsigkeit, Kälte- und Trockenresistenz usw. aufweisen. Meistens werden sie sich auch morphologisch unterscheiden lassen nach der Länge der Nadeln, der Kronenform, der Stammbildung usw. Doch sind das Merkmale, die für die Artabgrenzung nicht von Bedeutung sind, da sie modifikativ abändern können. Wenn man also bei ökologischen Untersuchungen gewisse Eigenschaften der Kiefer festgestellt hat, so gelten diese nicht für alle Individuen, die zur Art *Pinus sylvestris* gerechnet werden, sondern strenggenommen nur für die Rasse oder die Herkunft (Provenienz), die untersucht wurde.

Der erste, der auf diese Tatsache hinwies, war KERNER (1891). Er kultivierte Pflanzen derselben Art, die im Tiefland und im Gebirge wachen und deutlich unterscheidbare Tiefland- und Gebirgsformen bilden, nebeneinander bei Wien (180 m über NN), bei Innsbruck (569 m über NN) und in den Tiroler-Alpen (2195 m über NN) und beobachtete sie 6 Jahre lang. Es zeigte sich, daß die Tieflandformen im Alpengarten zwar sich modifikativ veränderten (kleiner blieben, schmalere Blätter aufwiesen, weniger Blüten, jedoch mit satteren Farben bildeten), aber doch deutlich von den neben ihnen wachsenden alpinen Formen unterscheidbar waren. Ähnlich verhielten sich auch die alpinen Formen bei Kultur im Tiefland neben den Tieflandformen.

Daraus konnte der Schluß gezogen werden, daß die Tiefland- und Gebirgsformen erblich verschiedene Rassen derselben Art darstellen, wenn auch ihre Merkmale innerhalb bestimmter Grenzen veränderlich sind.

Zwar kam BONNIER (1920) zu dem entgegengesetzten Resultat, nämlich, daß die Tiefland- und Gebirgsformen nur *Modifikationen* sind (Abb. 116), doch wurden die Ergebnisse von KERNER durch neuere Untersuchungen bestä-



Abb. 116: *Taraxacum officinale*: P = Tieflandkultur und M = alpine Kultur (beide $\frac{1}{2}$ nat. Gr.). M' = M, aber $\frac{1}{2}$ nat. Gr. Nach BONNIER, der die verschiedenen Ökotypen für Modifikationen hielt (aus WALTER 1973).

tigt, die Ansicht von BONNIER somit als nicht auf genügend genauen Beobachtungen beruhend widerlegt.

Sehr eingehend befaßte sich TURESSON (1922–1931) mit dieser Frage. Auch er fand, daß Individuen derselben Art aus verschiedenen Klimagebieten oder von stark abweichenden Standorten bei Kultur unter gleichen Bedingungen ihr unterschiedliches Aussehen beibehalten. Er schlug vor, diese erblich fixierten, in der Natur unter ökologisch abweichenden Bedingungen wachsenden Rassen als *Ökotypen* zu bezeichnen und unterschied:

- a) Klimatische Ökotypen, wie z. B. die Tiefland- und Gebirgsrassen.
- b) Edaphische Ökotypen, z. B. Rassen, die auf offenen Sandböden oder auf Salzwiesen wachsen.
- c) Biotische Ökotypen, die durch verschiedene Nutzungsart bedingt werden, wie z. B. bei *Phleum pratense* die niederliegende Weideform und die aufrechte Wiesenform oder die zweischürige Rasse des Rotklee in Südeuro-

pa und die einschürige frostharte in Nordeuropa.

Allerdings muß einschränkend bemerkt werden, daß es an ökologisch verschiedenen Standorten auch nichterbliche Modifikationen gibt, die sich rein äußerlich nicht von den Ökotypen unterscheiden lassen: So behielten z. B. von 3 *Succisa pratensis*-Pflanzen, die auf einer mageren Strandwiese als Zwergformen wuchsen, nach Verpflanzung in den Garten zwei ihren Zwergwuchs bei, während die dritte die Normalform annahm; bei ihr war also der Zwergwuchs nur modifikativ bedingt. Wir wissen auch, daß bei Wasserpflanzen die Landformen nur Modifikationen sind. Besonders ausgeprägt sind diese bei *Polygonum amphibium*, das (1) im Wasser, (2) auf feuchtem Boden und (3) auf trockenem Dünen sand drei ganz verschiedene nicht erbliche Formen bildet.

Weitere Untersuchungen zeigten außerdem, daß auch der Begriff des Ökotypus als besondere genetisch-ökologische Einheit in den meisten Fällen nur unter Vorbehalt aufrechterhalten werden kann. Besonders aufschlußreich in dieser Hinsicht waren die durch 30 Jahre hindurch fortgesetzten sehr sorgfältigen Untersuchungen, die in Kalifornien 1922 von HALL begonnen und nach 1932 von CLAUSEN, KECK und HIESEY (1948) fortgeführt wurden. Wir greifen nur die Ergebnisse der Kulturen von *Achillea millefolium* s. l. heraus, die bei Stanford von der kalifornischen Meeresküste bis in die alpine Region der Sierra Nevada in über 3000 m Höhe vorkommt und sehr unterschiedlichen Habitus aufweist. Von allen Fundorten wurden Samen gesammelt und diese im Garten bei Stanford (22,5 km von der Küste in 30 m Meereshöhe) ausgesät (vgl. WALTER 1960, p. 91 ff.).

Die Ergebnisse (Wuchsform und Höhe der Pflanzen) sind schematisch in Abb. 117 dargestellt. Für die Höhe ist eine Variationskurve beigelegt, wobei der Pfeil die mittlere Höhe der Pflanzen angibt.

Es ließen sich mehrere Haupttypen unterscheiden (vgl. die römischen Zahlen der Abb. 117).

I

Der Küstentypus entwickelte sich kräftig ohne Ruheperiode, zeigte eine gestauchte Wuchsform und war sukkulent. Diese Merkmale sind am natürlichen Standort unter der Wirkung des salzhaltigen Seewindes etwas ausgeprägter, also modifikativ zusätzlich verstärkt.

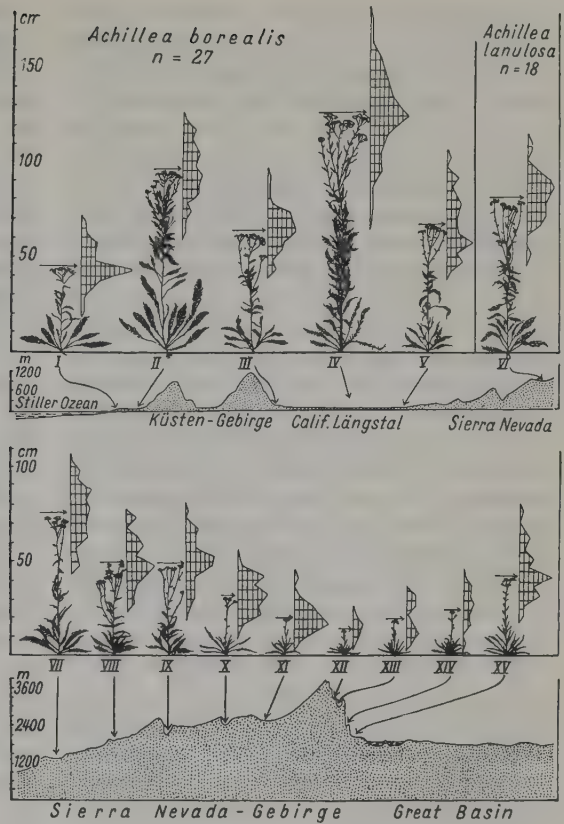


Abb. 117: Profil vom Pazifischen Ozean bis zum Great Basin mit Angabe der Fundorte, von denen die in Stanford kultivierten *Achillea millefolium*-Pflanzen stammen, die oben dargestellt sind (jeweils eine mittlere Pflanze mit Variationskurve). Sie wuchsen alle unter gleichen Bedingungen, behielten jedoch ihren ursprünglichen Habitus im wesentlichen bei (nach CLAUSEN et al., aus WALTER 1960).

II, III, V

Der Vorgebirgstypus ist am Standort der Sommerdürre ausgesetzt. Die Pflanzen sind stärker behaart und grauer in der Färbung. Sie wachsen hauptsächlich während der Winterregenzeit und machen eine Sommerruhezeit durch. Sie behielten in Stanford diese Eigenschaften bei, auch wenn man sie im Sommer begoß.

IV

Der Taltypus wächst an feuchten Standorten im kalifornischen Längstal und erreicht am Standort eine außergewöhnliche Höhe bis 2 m; er zeichnete sich im Garten bei Stanford ebenfalls durch seine Größe aus. Eine Ruhezeit fehlte den Pflanzen nicht nur am Standort, sondern auch bei dauernder Bewässerung im Garten. Diese Befunde scheinen den Ökotypen-Begriff zu stützen; die drei genannten Typen unterscheiden sich deutlich voneinander.

VI–XV

Der Gebirgstypus verhält sich jedoch anders. Er ist nicht einheitlich, läßt sich aber doch nicht in einzelne Untertypen zerlegen. Vielmehr ändert er sich mit zunehmender Höhe kontinuierlich sowohl in morphologischer als auch in öko-physiologischer Hinsicht. Die Niederschläge sind im Gebirge höher, infolgedessen werden die Pflanzen der unteren Gebirgslagen größer

als die des Vorgebirges, und die Sommerruhe ist weniger ausgeprägt; im milden Winter von Stanford stellten sie ihr Wachstum nicht ein. Entnahm man jedoch die Samen den Pflanzen zunehmend höherer Lagen, so wiesen sie auch im Garten einen immer gedrungeneren Wuchs auf, bis man bei Typen aus dem Hochgebirge richtige Rosettenpflanzen erhielt. Gleichzeitig wurde die Winterruhe selbst bei der Kultur in Stanford immer ausgeprägter. Steigt man am Osthang der Sierra-Nevada hinab (Standort XII–XV), so kommt man in ein viel kontinentaleres Klima. Die Winter sind sehr kalt, die Sommer sehr heiß und die Niederschläge gering. *Achillea* wächst hier auf feuchten Wiesen. Im Garten bei Stanford machten diese Pflanzen eine kürzere Winterruhe durch und blühten besonders reichlich.

Zum Vergleich wurden auch Pflanzen kultiviert, die von der nördlichen Aläuten-Insel Kiska aus 365 m Höhe stammten; diese Pflanzen eines kaltfeuchten Klimas glichen zwar morphologisch dem Hochgebirgstypus, denn sie erreichten nur eine Höhe von 8 cm, aber ihre Winterruhezeit war relativ kurz.

Wir sehen somit, daß die morphologischen

Eigenschaften nicht parallel zu den öko-physiologischen zu gehen brauchen. Besonders auffallend sind jedoch bei dem Gebirgstypus die gleitenden Übergänge bei den erblich fixierten Typen, die um so allmählicher waren, je dichter die Stellen der Probeentnahmen lagen. Man kann somit nicht von gut abgegrenzten Ökotypen sprechen, sondern nur von einer kontinuierlichen Ökotypen-Reihe, die wir als *Ökokline* (engl. *ecocline*) bezeichnen. Es liegt die Vermutung nahe, daß die Ökotypen oft nur vorgetäuscht werden, wenn die Zahl der Probeentnahmen zu gering ist, oder wenn Proben aus den Übergangszonen der verschiedenen Standorte fehlen, z. B. ist *Campanula rotundifolia* mit dem als *C. scheuchzeri* bezeichneten Ökotypus durch Übergangsformen verbunden, ebenso *Prunella vulgaris* mit *P. grandiflora* auf Kalkstandorten und mit *P. laciniata* in SE-Europa. Zwischen diesen Arten kommen auch Bastarde vor, wie zwischen allen Ökotypen. Man könnte sie somit zu einer Öcospecies zusammenfassen. Bei den Tieren gibt es analoge Rassenkreise.

Die *Achillea*-Pflanzen verschiedener Herkunft wurden außerdem vergleichsweise im Gebirge in 1400 m Höhe bzw. an der Baumgrenze in 3050 m Höhe kultiviert, wo die Vegetationszeit nur 145 Tage bzw. 67 Tage beträgt. Alle Tieflandformen hielten den Winter an der Baumgrenze nicht durch.

In 1400 m Höhe wurde den Vorgebirgsformen eine Winterruhe aufgezwungen, sie behielten jedoch außerdem noch ihre Sommerruhe bei und gingen meistens in 1–2 Jahren zugrunde.

Sehr interessant war das Verhalten der Hochgebirgsformen: An der Baumgrenze dauert die Winterruhezeit 9 Monate. Die Pflanzen erwachen dort im Frühjahr kräftig zu neuem Leben, wachsen, blühen und reifen in der kurzen zur Verfügung stehenden Zeit die Samen aus. Demgegenüber verharrten sie im Tiefland bei Stanford 3 Monate lang in Winterruhe. Sie trieben dann im Frühjahr sehr geschwächt aus, erholten sich im Sommer etwas; doch war das Wachstum immer mäßig.

Aus diesen Versuchen können wir somit schließen:

a) Die *Achillea*-Pflanzen verschiedener Herkunft sind hinsichtlich der Periodizität in ihrer Entwicklung an die klimatischen Verhältnisse ihres Herkunftsorts angepaßt. Die Anpassung ist nicht modifikativ aufgezwungen, sondern erblich fixiert; denn sie wird auch unter ganz

anderen klimatischen Verhältnissen beibehalten. Das Zustandekommen dieser erblichen Anpassung ist am einfachsten zu erklären, wenn man annimmt, daß innerhalb einer Population, in der ständig neue Mutanten auftreten, die Biotypen ausgelesen werden, die am besten an die jeweiligen klimatischen Verhältnisse angepaßt sind. Die Auslese erstreckt sich sowohl auf die morphologischen als auch öko-physiologischen Eigenschaften, wobei durchaus nicht alle morphologischen Merkmale Selektionswert zu besitzen brauchen, sie können auch polyphän, d. h. durch denselben Erbfaktor wie ein selektiv wichtiges ökologisches Merkmal bedingt bzw. mit ökologischen Anpassungsmerkmalen gekoppelt sein.

b) Man kann nicht von optimalen Klimaverhältnissen oder günstigsten Wachstumsbedingungen sprechen, die für alle Herkünfte gelten; z. B. ist für die Hochgebirgsrassen das harte Hochgebirgsklima viel günstiger als das milde Klima von Stanford. Denn es handelt sich bei den Pflanzen am natürlichen Standort um eine harmonische Abstimmung der Entwicklung und der Assimilations- und Dissimilationsvorgänge, die unter anderen klimatischen Bedingungen gestört wird. Die Kälteresistenz der Hochgebirgsformen ist viel größer und dem Klima am natürlichen Standort entsprechend als bei den Tieflandformen. Andererseits sind Vorgebirgsformen viel trockenresistenter infolge der Einschaltung einer Sommerruhezeit.

c) Soweit sich das Klima bzw. die Standortbedingungen kontinuierlich verändern, wird dasselbe auch für die erblich fixierten morphologisch-ökologischen Anpassungen gelten. Wenn wir also von Ökotypen sprechen, so handelt es sich meist nur um einzelne herausgegriffene Vertreter mehr oder weniger kontinuierlicher Reihen.

d) Neben den erblich fixierten Anpassungen kommen stets auch funktionelle Anpassungen vor, die jedoch modifikativ sind. Art und Größe der Modifikationen kann man nicht voraussehen. Sie lassen sich von den erblich fixierten Anpassungen äußerlich nicht unterscheiden und sind nur durch das Experiment unter veränderten Außenbedingungen feststellbar. Kreuzungsversuche mit verschiedenen Ökotypen haben gezeigt, daß Polyhybriden entstehen; die meisten sowohl morphologischen als auch öko-physiologischen Merkmale sind polymer bedingt. Die Spaltung in der F_2 -Generation verläuft sehr kompliziert, und es entsteht auf diese

Weise ein genetisch reiches Material, das durch die Umwelt einer Auslese unterliegt. Maßgebend für den Wettbewerb sind vor allen Dingen die öko-physiologischen Eigenschaften und durchaus nicht alle morphologischen. Oft sind die letzteren indifferent; werden sie jedoch von denselben Genen gesteuert wie die ökologischen, dann sind die Ökotypen auch morphologisch erkennbar. Das Aufspalten der Arten in Unterarten oder Varianten nach taxonomischen Gesichtspunkten kann ökologisch sinnvoll sein, ist es aber häufig nicht. Wie die Untersuchungen in Kalifornien zeigten, hat die Polyploidie in diesem Falle ökologisch oft keinerlei Bedeutung.

e) Es gibt Kleinarten mit einem kleinen Verbreitungsgebiet, die mit anderen verwandten Kleinarten eine Sammelart bilden und dann eine ähnliche Verbreitung besitzen wie eine Art mit Ökotypenreihen, die Ökokline bilden. Der Unterschied besteht darin, daß die ökologischen Kleinarten (*Oecospecies*) sich nicht kreuzen können, also genetisch isoliert sind und deshalb scharf umgrenzte Verbreitungsareale besitzen. Man bezeichnet sie als vikariierende Arten.

Durch LAWRENCE (1945) wurde auch die über die ganze Nordhemisphäre verbreitete Rassenschmie (*Deschampsia caespitosa*) untersucht. Sie zerfällt in mehrere Unterarten, von denen man bei der ssp. *genuina* 5 Ökotypen unterscheidet, die in den 3 Kulturgärten (in Stanford, in 1400 m und an der Baumgrenze) untersucht wurden. Von diesen Ökotypen stammte einer von der kalifornischen Küste, ein zweiter aus der subalpinen Stufe der Sierra Nevada, ein dritter aus der alpinen Stufe, ein vierter aus der nördlichen gemäßigten Zone Europas und schließlich der fünfte aus der subarktischen Zone Europas (Lappland). Eine sehr interessante Erscheinung ist, daß alle europäischen Rassen in Californien vivipar werden, ohne daß eine Genomänderung eintritt. Sie erkennen in dieser Hinsicht an die *Deschampsia alpina* von Spitzbergen oder an *D. rhenana* (*D. caespitosa* ssp. *litoralis*) vom Bodensee, die oft lange Zeit überschwemmt wird. Beide sind ebenfalls vivipar. Man ersieht daraus, daß die Viviparie bei bestimmten genetischen Formen durch die Umwelt ausgelöst wird (vgl. *Poa alpina-vivipara* und *Polygonum viviparum* in den Alpen). Eine weitere Beobachtung zeigte, daß Ökotypen aus der Sierra Nevada in Stanford durch Rost getötet wurden. Bei den anderen Ökotypen war das nicht der Fall. Also auch für

den Rostbefall gilt, daß neben der genetisch bedingten Resistenz auch die Umweltfaktoren von Bedeutung sind. Die Gebirgrassen sind in diesem Falle im Gebirge rostresistent, in tiefen Lagen dagegen nicht.

Zusammenfassend können wir sagen, daß Arten mit weiter Verbreitung keine guten Indikatoren der Umweltbedingungen sind, dagegen sind es die einzelnen Ökotypen, nur lassen sich diese morphologisch nicht ohne weiteres erkennen (vgl. Zeigerwerte Seite 122).

Diese Ergebnisse der Ökotypenforschung sind in letzter Zeit bei einer großen Zahl von Arten bestätigt worden (vgl. neuere Zusammenfassung von DAVIS and HEYWOOD 1964 und HESLOP-HARRISON 1964).

Wir wollen nochmals auf die Verhältnisse bei der Kiefer (*Pinus sylvestris*) zurückkommen. LANGLET (1936) konnte zeigen, daß die lappländische Kiefer, die mittelschwedische und die aus Oberitalien und Spanien stammende sich hinsichtlich ihrer Kälteresistenz und Wüchsigkeit unterscheiden, wobei diese Eigenschaften parallel mit dem Trockensubstanz- und dem Zuckergehalt der Sämlinge gehen. Mit zunehmender Vegetationsdauer am Ursprungsort, von 105 Tagen im Norden bis 189 Tagen im Süden, sinkt der Trockensubstanzgehalt der Keimlinge von 40 % in Lappland und 31 % in Südschweden bis auf 29 % in Oberitalien und 27 % in den spanischen Gebirgen. In Schweden wurde der Trockensubstanzgehalt von 580 verschiedenen Orten bestimmt. Dabei fand man, daß er von Norden nach Süden ganz kontinuierlich abnimmt, genauso wie die ökologisch wichtigen Eigenschaften. Auch hier handelt es sich also nicht um Ökotypen, sondern um Ökokline.

Dasselbe dürfte wohl für die Fichte gelten, bei der man taxonomisch die europäische (*Picea abies*) und die sibirische (*Picea obovata*) unterscheidet, die jedoch durch Zwischenformen im Übergangsgebiet (*P. fennica*, *P. medioxima*, *P. uralensis*) verbunden sind. Auch bei der Buche (*Fagus sylvatica* und *Fagus orientalis*) kennt man als Zwischenform die balkanische *F. moesiaca* (MOULOPOULOS 1965) und die Krimform *Fagus taurica* (CZECZOTT 1933). Auch «*Fagus sylvatica*» weist selbst in einem so kleinen Gebiet wie Belgien 5 ökologische Rassen auf (GALOUX 1966). Es dürfte sich in allen diesen Fällen um Ökokline handeln.

Für die Praxis ist diese Erkenntnis der Ökotypen-Reihen von größter Bedeutung. In der Forstwirtschaft wird heute nur Saatgut von der

dem Anbaugebiet entsprechenden Provenienz verwendet. In Schweden hat man das Waldgebiet in Zonen gegliedert, die sich von Norden nach Süden jeweils über 200 km erstrecken. Für den Anbau wird nur Saatgut aus derselben Zone genommen. Auch in der Landwirtschaft wird auf die Provenienz geachtet. Für den Ökologen ergibt sich als Resultat dieser Ökotypen-Forschung jedoch die Schwierigkeit, daß seine an Pflanzen einer bestimmten Art gewonnenen Ergebnisse nicht für alle Individuen dieser Art gelten. Man muß also mit Verallgemeinerungen sehr vorsichtig sein. Das gilt für alle Eigenschaften, die als Anpassungen an die Umwelt angesehen werden, somit gerade für die Eigenschaften, die ökologisch von besonderem Interesse sind.

Heute besteht eine starke Tendenz, die ökophysiologischen Eigenschaften durch Versuche in Klimakammern zu prüfen, um auf diese Weise den Grad der Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen festzustellen. Aus solchen Versuchen bestimmte Schlußfolgerungen zu ziehen, ist gefährlich. Selbst in den besten Klimakammern und Phytotronen lassen sich die Umweltbedingungen nicht genau nachahmen. Entsprechende Untersuchungen, die CLAUSEN, KECK und HIESEY mit ihren *Achillea millefo-*

lium-Rassen im Phytotron von Pasadena durchführten, haben gezeigt, daß die Reaktion auf verschiedenen Temperaturbedingungen und Tageszeitenlängen bei den einzelnen Rassen zwar unterschiedlich war, aber durchaus nicht immer den Erwartungen entsprach. Hochgebirgsrassen, die aus einem Gebiet noch südlich des 40. Grades nördlicher Breite stammten, kamen paradoxerweise bei heißen Tages- und warmen Nachtbedingungen nur bei einer Tageslänge von 24 Stunden zur Blüte, während bei der lappländischen Rasse dieselben Temperaturbedingungen, jedoch merkwürdigerweise eine Tageslänge von nur 8 Stunden benötigt wurden. *Deswegen sind auch physiologische Versuche unter streng kontrollierten Bedingungen, bei Variation eines Faktors, ökologisch nur mit größter Vorsicht auswertbar. Es kommt bei den Anpassungen auf das Zusammenwirken aller und stets wechselnder Faktoren an,* was die Analyse ungemein erschwert.

CHOUARD (1979) erwähnt ebenfalls, daß *Artemisia herba-alba* im Phytotron sich wie eine Kurztagspflanze verhält, aber am natürlichen Standort im Gelände wie eine Langtagpflanze, die erst im Herbst blüht, weil bei ihr eine große Zahl von langen Tagen notwendig ist, um die Blühfähigkeit zu induzieren.

10 Beispiel eines Vegetationsmosaiks in den Tropen: Venezuela

10.1 Allgemeines

Venezuela, ein Land, das schon vor 180 Jahren von ALEXANDER VON HUMBOLDT erforscht wurde, reicht nach Süden an der Grenze zu Brasilien fast bis an den Äquator und überschreitet im Norden an der Küste des Karibischen Meeres den 10. Breitengrad nur wenig. Es liegt somit noch auf der Nordhemisphäre im Bereich des äquatorialen Zonobioms I mit einem Tageszeitenklima (vgl. S. 20). Dabei ist zu berücksichtigen, daß der Wärmeäquator in Südamerika nicht mit dem geographischen Äquator zusammenfällt, sondern etwa auf dem $7\frac{1}{2}^{\circ}$ Nord ver-

läuft. In den Wintermonaten der Nordhemisphäre macht sich in Venezuela der Nordostpassat durch sonniges Wetter bemerkbar, während die Sommermonate sehr regnerisch sind, weil die Innertropische Konvergenz im Juli nur wenig südlich des unteren Orinoco liegt. Der Passat wird von der Nordküste Venezuelas nach Osten abgelenkt, weht deshalb parallel zur Küste, so daß diese nur dort Niederschläge erhält, wo sie nach Norden vorspringt oder der Passat auf ein Gebirge trifft. Da Venezuela im nördlichen Teil sehr gebirgig ist (Abb. 118) ergeben sich auf kleinstem Raum extrem scharfe Klimaunterschiede. Die östlichen und zum Teil



Abb. 118: Schematischer Verlauf der Gebirge in Venezuela (Zahlen vgl. die Klimadiagramme auf Abb. 119). Aus WALTER 1973, ebenso Abb. 119–123.

nördlichen Hänge, sowie die östlich der Gebirge vorgelagerten Niederungen im Windstau erhalten durch den Passat sehr hohe Niederschläge, während die Hänge im Windschatten und die inneren Becken, sowie die gesamte ostwestlich verlaufende Küste extrem trocken sind.

Ein Blick auf Abb. 119 mit 20 typischen Klimadiagrammen von Venezuela auf einem nördlichen Querprofil, einem westlichen Schrägprofil und einem Nord-Süd-Profil zeigt sofort wie verschiedenartig das Klima ist. Typisch für die äquatoriale Zone sind nur die Diagramme Nr. 11 (Rio de Oro) und Nr. 20 (San Carlos de Rio Negro) schon am Rande des Amazonas-Beckens (Promedios Climatológicos 1965, WALTER Y MEDINA 1971).

Wir finden in Venezuela, obgleich es in der sonst sehr humiden äquatorialen Zone liegt,

Niederschlagsextreme: 150 mm auf der vorgelagerten kaum über die Meeresoberfläche herausragenden Koralleninsel La Orchila (Nr. 16) und über 4500 mm am Rio de Oro (Nr. 11) vor dem westlichen Andenzweig an der Grenze zu Kolumbien (Abb. 119).

Eine solche Mannigfaltigkeit der Klimaverhältnisse und der tropischen Vegetationstypen auf relativ kleinem Raum ist uns sonst nirgends bekannt. Das veranlaßte uns, die Besprechung von Venezuela noch im Band I vorzunehmen, da sich hier eine Reihe für die gesamten Tropen wichtigen Probleme eingehender besprechen lassen. Aus dem kürzlich erschienenen Buch von V. VARESCHI (1980 b) können wir durch dessen Entgegenkommen zahlreiche sehr anschauliche Vegetationsprofile aus Venezuela entnehmen.

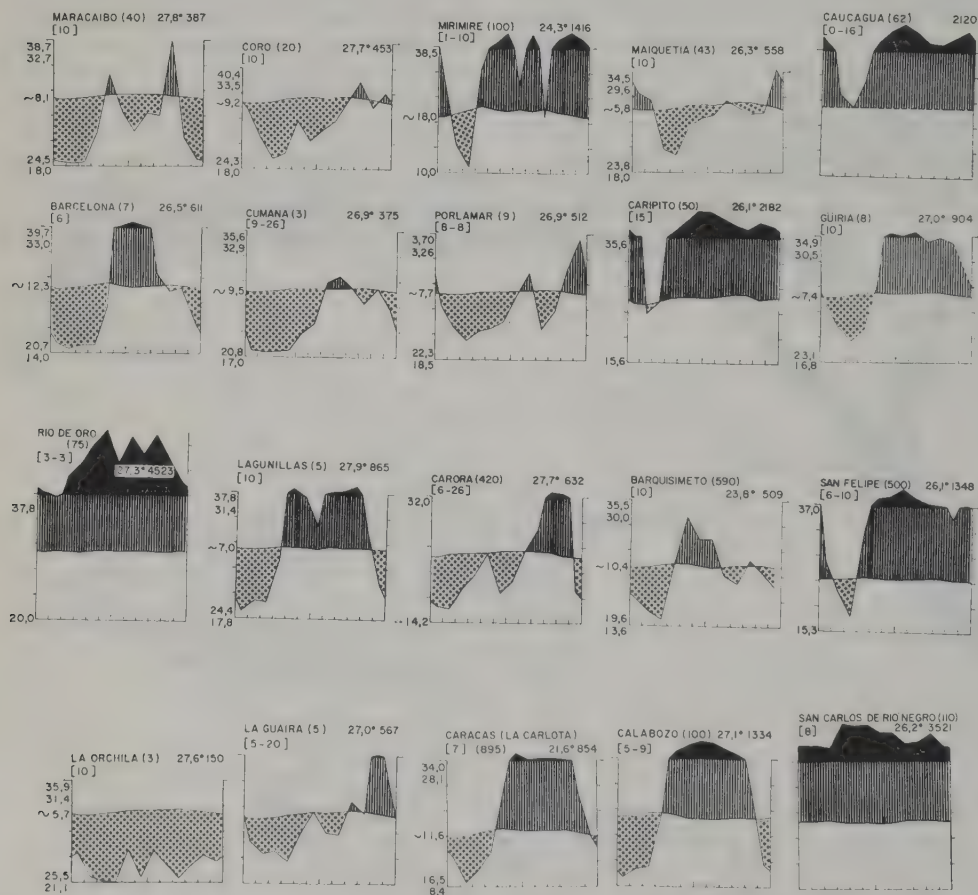


Abb. 119: Klimadiagramme von Stationen in Venezuela (Lage vgl. Zahlen auf Abb. 118): Stationen 1–10 (obere 2 Reihen) nördliches Querprofil, Stationen 11–15 (mittlere Reihe) westliches Schrägprofil, Stationen 16–20 (untere Reihe) Nord-Süd-Profil.

10.2 Relief von Venezuela

Von der östlichen kolumbianischen Andenkette zweigen 2 Gebirgsrücken nach Venezuela ab: 1. die Sierra de Perija an der Westgrenze von Venezuela und 2. die Anden von Táchira und Mérida, die das Maracaibo-Becken von Südosten begrenzen und nach Norden sich in einzelne fingerförmig auseinandergehende niedrigere Ketten auflösen (Abb. 118); in der Sierra de San Luis erreichen diese fast die Nordküste. Zwischen ihnen liegen die Beckenlandschaften von Carora und Barquisemeto (VILA 1960, MARRERO 1964).

Der nordöstlichste Zweig, die Sierra de Aroa, findet nach einer Lücke bei San Felipe eine Fortsetzung in den Küstengebirgen, die aber nicht zum andinen System gehören. Bei diesen unterscheidet man die eigentliche Cord. de la Costa, die hart an der Küste entlang läuft, im Naiguatá 2763 m NN erreicht, dann aber unter die Meeresoberfläche taucht und in den Halbinseln (Peninsula de Araya und P. de Paria) sowie dem Mt. Aripo auf Trinidad ihre Fortsetzung findet. Parallel dazu verlaufen etwas südlicher die verschiedenen Gebirgzüge der Cord. del Interior, die im Osten die Gebirge um Barcelona, Cumanacoa und Caripe bilden und bis 2600 m hoch werden. Südlich von diesen Gebirgen erstreckt sich bis zum Orinoco eine große Ebene – die Llanos. Der 2140 km lange Orinoco umfaßt von 3 Seiten den Guayana-Schild mit den bis 2810 m hohen Tafelbergen – den Tepuis. Die SW-Grenze von Venezuela wird vom Rio Negro gebildet, der ein Nebenfluß des Amazonas-Stromes ist, aber durch die berühmte Bifurkation eine vom Casiquiare gebildete Verbindung zum Orinoco besitzt (Abb. 118).

10.3 Klima von Venezuela

Während des Nordwinterhalbjahres in den Monaten November–April steht die nördliche Hälfte von Venezuela unter der Einwirkung des Nordost-Passats, der über dem Festland seine Richtung ändert und von Osten weht, während er im Maracaibo-Becken mehr als Nordwind in Erscheinung tritt. Der Passat ist kein Regenbringer. Zwar ist der Wassergehalt der Luftmassen, die sich über dem Meer bewegen, relativ hoch, da sie jedoch aus höheren, kühleren Breiten in niedrigere, wärmere gelangen und sich über dem Festland weiter erhitzen, kann es nur

dann zu Niederschlägen kommen, wenn der Passat vor Gebirgen gestaut wird. Durch die Abkühlung der aufsteigenden Luftmassen bilden sich Wolken, die zu Steigungsregen führen.

Im Sommerhalbjahr liegt N-Venezuela dagegen in dem Bereich der Innertropischen Konvergenz und erhält somit reichlich Niederschläge.

Wir können deshalb im allgemeinen 2 durch die Regenverteilung bedingte Jahreszeiten unterscheiden (Abb. 119, 18 Caracas, 19 Calabozo): 1) eine fünfmonatige Trockenzeit (November–März), in Venezuela in Analogie zur mediterranen sommerlichen Trockenzeit als «Verano» (= Sommer) bezeichnet, und 2) eine siebenmonatige Regenzeit (April–Oktober), «Inverno» (= Winter) genannt, der Winterregenzeit im Mittelmeergebiet entsprechend. Die Temperaturverhältnisse sind im Gegensatz dazu das ganze Jahr hindurch fast gleich. Die Unterschiede der Monatsmittel zwischen dem kältesten und wärmsten Monat betragen nur 1,5–2,5°C, während die mittlere Tagesschwankung der Temperatur für ganz Venezuela mit 8,5°C angegeben wird. Wir haben es also mit einem typischen Tageszeitenklima zu tun, was auch für die Gebirge gilt, bei denen nur die Jahresmittel der Temperatur mit der Höhe ständig abnehmen. Die folgende Tabelle 21 gibt die Temperaturmittel und den Barometerstand in Abhängigkeit von der Höhe an, wobei zu berücksichtigen ist, daß durch die Lage (Tal, Gipfel), die Exposition (E und W am wärmsten) sowie die Sonnenscheindauer (Wolkenstufe) sehr starke lokale Abweichungen auftreten.

Tab. 21: Die Abhängigkeit der mittleren Temperatur und des Luftdruckes von der Meereshöhe
Höhengradient 0,57° pro 100 m

Meereshöhe (in m)	Temperatur- mittel (in °C)	Barometer- stand (in mm Hg)
5000	– 1,5	421,4
4500	1,4	448,0
4000	4,2	476,5
3500	7,0	506,2
3000	9,9	537,5
2500	12,8	570,4
2000	15,6	605,0
1500	18,5	641,2
1000	21,3	679,3
500	24,2	719,2
0	27,0	760,0

Entsprechend werden in Venezuela folgende Höhenstufen unterschieden:

Tabelle 22

Höhenstufe	Meereshöhe	Jahrestemperatur
Ewiger Schnee	> 4850 m	< 0°C
Tierra helada (alpin)	3200–4850 m	9–0°C
Tierra fria (subalpin)	2200–3200 (3300) m	14–9°C
Tierra templada (a, montan)	1500–2200 (2400) m	18–14°C
(b, submontan)	800–1500 m	22–18°C
Tierra caliente (Tiefland)	0–800 (1000) m	28–22°C

Will man die lokalen Abweichungen der Jahrestemperatur erfassen, so bietet sich im Tageszeitenklima eine sehr einfache Methode an. Da im wesentlichen nur Tagesschwankungen der Temperatur vorkommen, so dringen diese in den Boden nur wenig tief ein. Infolgedessen ist die Bodentemperatur, wenn die Bodenoberfläche beschattet ist, bereits in 30 cm Tiefe das ganze Jahr hindurch praktisch konstant. Sie entspricht dabei dem Jahresmittel der Lufttemperatur. Ist die Bodenoberfläche den Sonnenstrahlen ausgesetzt, so wird die Bodentemperatur erst in etwa 60 cm Tiefe konstant, wobei sie 2–3 Grad über dem Jahresmittel der Lufttemperatur liegt. Wir hatten diese Methode 1934 in Ostafrika beim Aufstieg auf den Kilimandscharo benützt. In Venezuela ist sie jedoch bereits von BOUSSINGAULT (1849), JAHN (1934) und RÖHL (1952) in größerem Umfang verwendet worden.

Auf Abb. 120 sind die Messungen von JAHN und RÖHL eingetragen, ergänzt durch einige von WALTER u. MEDINA (1971) in größeren Höhen durchgeführte. Die ausgezogene Linie entspricht den mittleren Temperaturgradienten, und zwar einer Abnahme von 0,57°C je 100 m Höhenzunahme. Die tatsächlichen Gradienten werden im Einzelfall, je nach Exposition und Lage, höher oder niedriger sein. Die Messungen der Bodentemperatur stimmen mit den mittleren Gradienten gut überein, doch kommen je nach Exposition Abweichungen von diesen Mittelwerten bis zu 4,5°C vor, meistens liegen sie unter 2°C. Die häufigere Abweichung in positiver Richtung könnte damit zusammenhängen, daß JAHN vielleicht nicht auf die Beschattung des Bodens achtete.

Bei den Niederschlägen machen sich lokale Einflüsse, namentlich des Reliefs, in viel stärkerem Ausmaße bemerkbar. Alle Gebirge, die quer zur Richtung des Passatwindes verlaufen, erhalten mit ihrem Vorland auf der Luvseite

auch während der Trockenzeit sehr ausgiebige Steigungsregen. Das gilt für das Vorland und den Osthang der Gebirge westl. vom Golf von Paria, ebenso wie für das als «Barlovento» bezeichnete Gebiet des Tuy-Flusses unterhalb Caucagua, aber auch für den Osthang der Sierra de Aroa bei San Felipe und für den unteren Toxuyo-Fluß bis zum Osthang der Sierra de San Luis. Besonders regenreich ist der ganze SE-Hang der gegen die Llanos abfallenden Andenkette (vgl. Abb. 119, Diagramm 3, 5, 9, 15).

Weiter im Westen, im Maracaibo-Becken, ist die Hauptwindrichtung aus Nord. Die Folge davon ist, daß auch am NW-Fuß der Anden die Niederschläge hoch sind. Ihr Maximum erreichen sie jedoch südwestlich vom Lago de Maracaibo gegen die Gebirge an der kolumbianischen Grenze (Mittel aus 3 Jahren = 4523 mm, Abb. 119, Diagr. 11).

In der gesamten Ebene der Llanos ist die fünfmonatige Trockenzeit sehr scharf von der siebenmonatigen Regenzeit abgegrenzt, und die Jahresregenhöhe beträgt etwa 1300 mm. Die südlichste Station von Venezuela, San Carlos de Rio Negro, liegt bereits im Amazonas-Becken und fast auf dem Äquator (1° 54' N). Entsprechend erreichen hier alle Monatsmittel der Niederschläge mindestens 200 mm und im April–August sogar 300 mm. Das Jahresmittel beträgt 3521 mm (Abb. 119, Diagr. 20).

Die trockensten Gebiete sind die vorgelagerten niedrigen Korallen-Inseln (La Orchila 150 mm) und die Paraguana-Halbinsel, über die der Passatwind weht, ebenso alle Küsten, die parallel zur Richtung des Passats verlaufen, selbst wenn es Steilküsten sind, wie z. B. bei La Guaira.¹ Dasselbe gilt für die Gebirgshänge und

¹ Über diese «Passat-Wüste», die auch die vorgelagerten Inseln (Curaçao 559 mm, Regenzeit im Oktober – November) und N-Kolumbien (Halbinsel Guajira 366–373 mm, Santa Marta 386 mm Regen) umfaßt, vgl. WILHELMY (1954). Forts. S. 203.

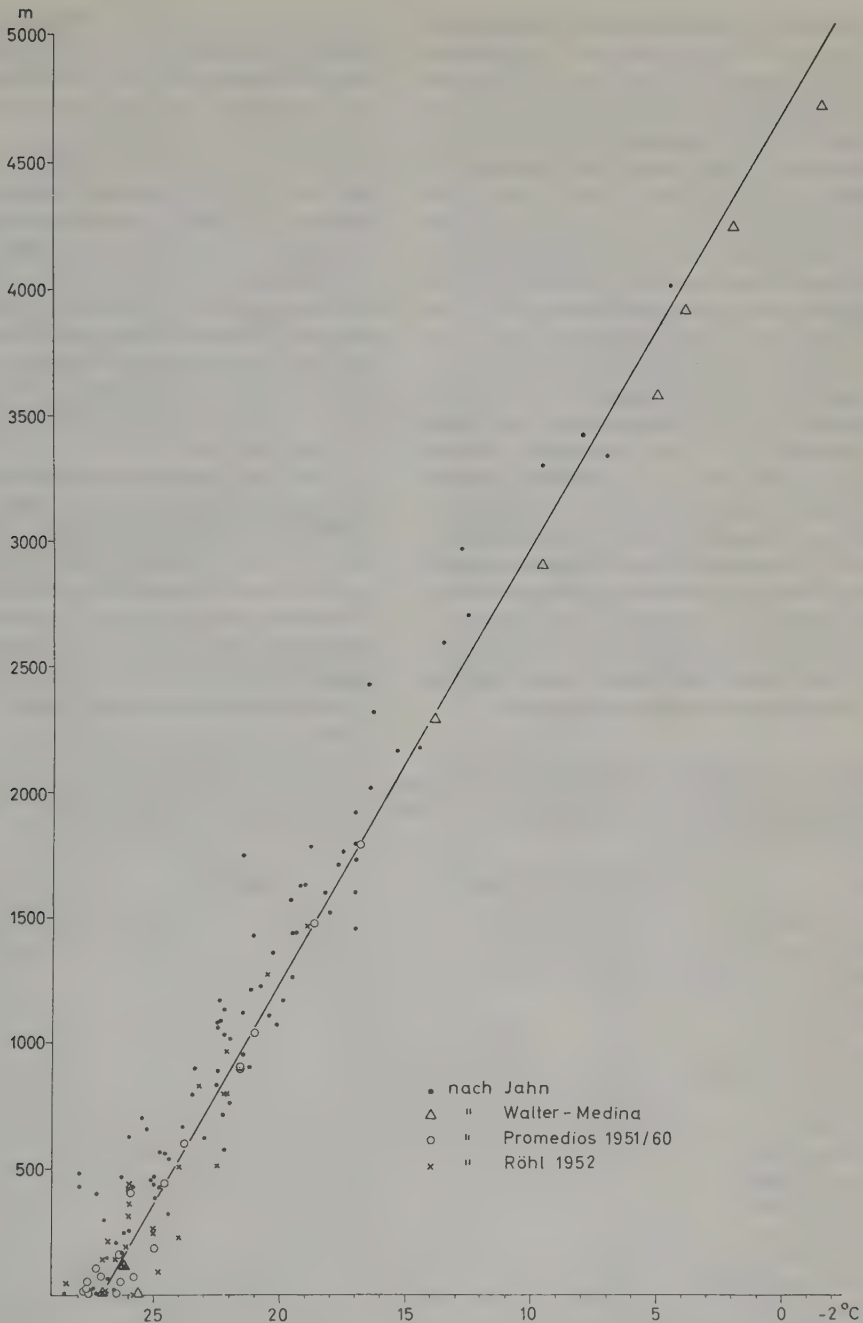


Abb. 120: Beziehungen zwischen konstanten Bodentemperaturen sowie Tagesmitteln der Temperatur (nach PROMEDIOS) und der Höhenlage über dem Meere (vgl. Text). Nach WALTER 1973.

Das Klima in diesem Gebiet wurde seit der letzten Pluvialzeit im Pleistozän immer trockener; der Meeresspiegel stieg um 100 m, wodurch zahlreiche Buchten aus ertrunkenen Flußtälern entstanden. In jüngerer Zeit machte sich eine subrezente Hebung

des Landes um 4–5 m bemerkbar. Diese Schwankungen des Meeresspiegels sind auch für die Ausformung der Küste Venezuelas von Bedeutung, ebenso wie für die Verbreitung der Mangroven an der Nordküste Südamerikas.

die Beckenlandschaften (Carora, Barquisimeto), die im Windschatten liegen (Abb. 119, Diagr. 2, 4 und 6, 13–14). Besonders komplizierte Verhältnisse finden wir in den Innentälern der Anden mit den Flüssen Mocotin, Chama, Motatan und oberer San Domingo.

Alles das führt im nördlichen Venezuela zu einem Klimamosaik, das durch keine Klimakarte richtig wiedergegeben werden kann. Es ist deshalb richtiger, das Klima nur für die Orte anzugeben, an denen die Witterungsfaktoren gemessen werden. Das geschieht, wenn man sich darauf beschränkt, die Klimadiagramme der einzelnen meteorologischen Stationen anzuführen (vgl. Klimadiagrammkarte von WALTER Y MEDINA 1971). In Venezuela sind etwa 700 Regenmeßstationen vorhanden, dagegen nur relativ wenige Stationen mit langfristigen Temperaturmessungen. Da jedoch die Monatsmittel der Temperatur kaum schwanken und die mittlere Jahrestemperatur ungefähr aus der Höhenlage ermittelt werden kann, falls keine Werte der konstanten Bodentemperatur vorliegen, so genügen schon die Regenangaben, um sich eine Vorstellung vom Klima zu machen.

Wir müssen uns hier mit wenigen Beispielen begnügen und greifen die Stationen heraus, die die große Mannigfaltigkeit des Klimas in einem tropisch-äquatorialen Gebiet deutlich machen (Abb. 119).

Wichtig für die Beurteilung ist nicht nur die Höhe der Niederschläge, sondern auch die Regendichte. Für die Tropen ist bezeichnend, daß die Niederschläge meistens als kurz andauernde Sturzregen fallen, worauf sehr rasch wieder die Sonne scheint. Solche Regen fließen zum größten Teil oberflächlich ab. Die Verdunstung wird nur für kurze Zeit unterbrochen und setzt bei Sonnenschein sofort wieder ein. Es ist deshalb verständlich, daß selbst bei relativ hohen Jahresregensmengen das Klima arid sein kann, d. h., daß im Jahresdurchschnitt die potentielle Evaporation höher ist als die Regenmenge. Der Valencia-See bei Maracay im Längstal zwischen der Cord. de la Costa und der Cord. del Interior ist abflußlos, obgleich Maracay im Jahr im Mittel 914 mm an Regen erhält; denn die pot. Evaporation wird mit 1280 mm angegeben. Infolgedessen hat sich der Valencia-See in den letzten 200 Jahren um 10 m gesenkt. In der Tabelle 23

Tab. 23: Wasserbilanz in den Jahren 1951/60 für einige Stationen in Venezuela (in mm). Höhenlage der Stationen in m (in Klammern). Potentielle Evaporation nach Promedios Climatologicos 1951/60 (1965) gemessen mit Tank Typ A

Station	Jahresniederschlag	Potent. Evaporation	Bilanz
Barcelona (7 m)	611	1453	– 842
Barquisimeto (590 m)	509	1610	– 1101
Caracas-la Carlota (895 m)	854	867	– 13
Caracas-Cagigal (1035 m)	874	785	+ 89
Carrizal (160 m)	1111	1813	– 702
Ciudad-Bolivar (50 m)	972	1633	– 661
Colonia-Tovar (1790 m)	1271	518	+ 753
Coro (20 m)	453	2153	– 1700
Guiria (8 m)	904	1122	– 218
La Orchila (3 m)	150	2258	– 2108
Maiquetia (43 m)	558	1014	– 456
Maracaibo (40 m)	387	1582	– 1195
Maracay (442 m)	914	1280	– 366
Maturin (70 m)	1320	1296	+ 24
Mene Grande (18 m)	1310	1254	+ 56
Mérida (1479 m)	1633	805	+ 828
Moron (3 m)	1064	851	+ 207
Puerto-Ayacucho (99 m)	2041	1073	+ 968
San Antonio (404 m)	655	1714	– 1059
San Carlos de Rio Negro (110 m)	3521	520	+ 3001
San Fernando (73 m)	1533	1420	+ 113
Santa Elena (910 m)	1796	655	+ 1141
Tumeremo (180 m)	1236	837	+ 399

bringen wir als Beispiel die Wasserbilanz für den Zeitraum 1951/60 von den wichtigsten Stationen.

Man erkennt aus dieser Zusammenstellung, wie verschieden das Klima in Venezuela ist. Es schwankt zwischen extrem humiden Gebieten mit einer stark positiven Wasserbilanz, die +3000 mm erreicht, bis zu extrem ariden mit einer negativen Wasserbilanz von mehr als -2000 mm. Die höheren Gebirge sind meist humid, z. B. erhebt sich bei Caracas (1035 m NN) mit einer ausgeglichenen Bilanz der Pico Avila über 2000 m NN mit sehr humidem Klima, das man an dem feuchten Nebelwald mit Bambusbeständen erkennt.

10.4 Vegetationstypen in Venezuela (Zonobiom mit Subzonobiomen)

Über die Böden von Venezuela, die für die Vegetation von Bedeutung sind, sei nur so viel gesagt, daß die tropischen roten lehmigen Böden überall überwiegen, vom Hochgebirge abgesehen. Sie sind nährstoffarm und reagieren sauer. Eine Salzanreicherung findet, abgesehen von der Meeresküste, selbst in ariden Gebieten

nicht statt, weil während der Regenzeit die Niederschläge so stark sind, daß alle löslichen Salze in die Flüsse hineingeschwemmt werden. Nur um den abflußlosen Valencia-See macht sich eine leichte Verbrackung bemerkbar. Auch der See selbst enthält 350 mg. l^{-1} an Sulfaten. Der Salzgehalt ist in den letzten 100 Jahren nach BONAZZI auf das Doppelte angestiegen (GESSNER 1955, 1956). Ein kleiner abflußloser Sodasee, Lagunillas, liegt in dem trockenen innerandinen Längstal mit nur 463 mm Regen unterhalb von Mérida in 1079 m Höhe.

Dem Klima entsprechend finden wir in Venezuela alle Übergänge der klimatischen Vegetationstypen von ausgesprochen ariden bis zu stark humiden. Wir unterscheiden im Tiefland, links mit den ariden beginnend (Abb. 121):

1. Die Kakteen-Halbwüste, als «Cardonales» bezeichnet
2. den Dornbusch oder «Espinar»
3. den laubabwerfenden Wald, die «Selva decidual»
4. den halbimmergrünen Wald
5. den immergrünen Wald, dessen humideste Ausbildung der tropische immergrüne Regenwald ist.

Die Vegetationsstufen-Reihe bei zunehmender Meereshöhe ist weniger eindeutig. Zwar nimmt die Temperatur, wie wir wissen, mit der

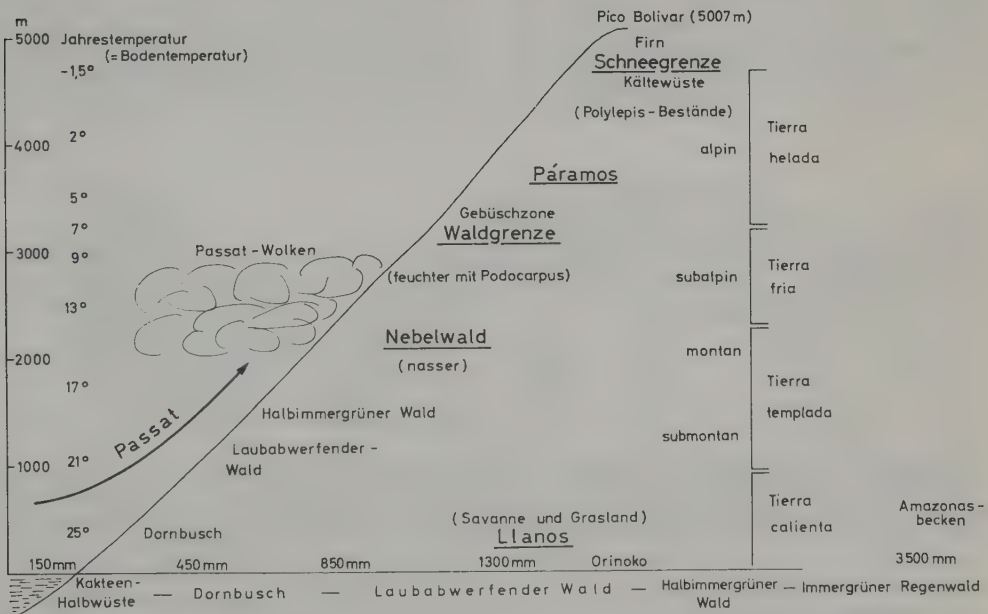


Abb. 121: Schema der Vegetationsgliederung in Venezuela von Nord nach Süd (dazu Jahresregenhöhe in mm) und der Höhenstufen auf dem Windhang der Gebirge (dazu mittlere Jahrestemperatur).

Höhe regelmäßig ab, aber die Niederschlagshöhe verhält sich je nach der Exposition und der Lage des Gebirges verschieden. Wir beschränken uns auf die Reihe, die man auf der Luvseite zu den Passatwinden antrifft, wo die Niederschläge bis zu einer bestimmten Höhe rasch ansteigen, und der Gebirgsfuß bis in die aride Zone hinabreicht. Wir finden dann von unten nach oben folgende Höhenstufen (Abb. 121):

1. Kakteen-Halbwüste oder Dornbusch
2. laubabwerfende Wälder
3. halbhimmergrüne Wälder,
4. sehr feuchte Nebelwälder «Selva nublada» in einer Höhe, bei der die Wolkenbildung erfolgt. Sie sind infolge der Höhe und der geringen Sonnenscheindauer schon kühl,
5. hochmontane oder subalpine Wälder bis zur Waldgrenze,
6. Übergangs-Gebüschzone, als «Chivital» bezeichnet,
7. alpine Stufe der Páramos,
8. subniveale Stufe als vegetationslose Kältewüste ausgebildet,
9. Firnflächen.

Wenn man zunächst von den Gebirgen ab sieht und nur die Vegetation der tiefen Lagen behandelt, so ist es zweckmäßig ein Profil von dem trockensten Teil im Norden, zu den regenreichsten im Süden zu betrachten. Dabei ergeben sich eine Reihe zum Zonobiom I mit Tageszeitenklima gehörende jedoch im Hinblick auf die Niederschläge stark unterschiedlicher Sub-Zonobiome (sZB): Das trockenste können wir als I (r III) bezeichnen, d. h. Regen (r) fast wie in

den Wüsten des Zonobioms III, ein anderes I (II) mit einer 5monatigen Dürrezeit, d. h. Niederschläge wie in der tropischen Sommerregzone (II) und nur das dritte mit einer kaum ausgebildeten oder fehlenden Trockenzeit als typisch I. Dazu kommt, daß auch diese Sub-Zonobiome durch Übergänge (also Ökotone) verbunden sind. Ganz ähnliche Verhältnisse findet man im Trockengebiet von Nord-Columbien bei Santa Martha, die von SCHNETTER (1968, 1970, 1971) beschrieben werden, wobei er auch mikroklimatische und einige ökologische Messungen durchführte. Die Vegetation der Kakteenhalbwüste des sZB I (rIII) wird als *Cardonales* bezeichnet nach den oft vorherrschenden Säulenkakteen (Cardones). Man findet diese Trockengebiete längs der Küste vor allem im Lee der vorgelagerten Inseln, über denen der Passatwind durch die Aufwinde der stark erhitzten Insel gehoben wird, was zur Bildung von Wolkentürmen über der Insel und zu trockenen Fallwinden an der Küste führt (Abb. 122).

Aber auch im Windschatten von Gebirgen, z. B. im Becken von Carora und Barquisimeto oder in Innerandinen Tälern herrschen fast wüstenhafte Verhältnisse (Abb. 119, Diagramme 1, 2, 4, 7, 8, 13, 14, 16, 17). Zwar können die Niederschläge 400 mm überschreiten, aber sie fallen als wenige, starke Güsse und sind deshalb wenig wirksam. Auffallend ist dabei, daß die Niederschlagskurve meist 2 Maxima aufweist, ein kleines und ein größeres, was für Sukkulente besonders günstig ist, da sie zweimal im Jahr

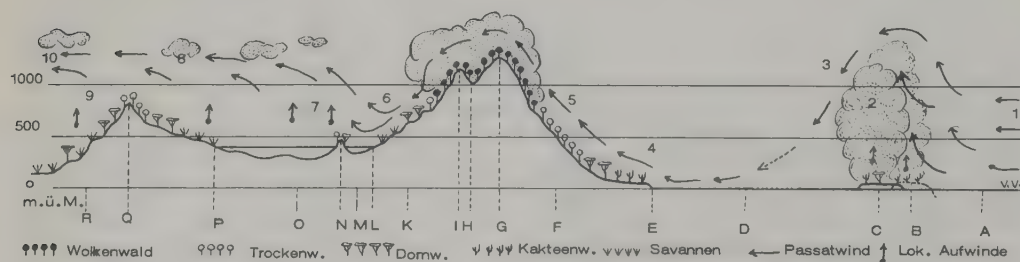


Abb. 122: Profil durch das Wolkenwaldgebiet von Rancho Grande und seiner Umgebung in Richtung SE-NW; 13mal überhöht. A–R Geographische Bezeichnungen; 1–10 Luftströmungen. A. Atlantischer Ozean, B, C. Karibische Inseln (Orchilla und Los Roques), D. Karibisches Küstenmeer (verkürzt), E. Trockene Küstenzone, F. Nordhang der Cordillera, G. Grat bei Rancho Grande, H. Portachuelopaß, I. Periquito-Gipfel, K. Südhang, L. Nordufer des Valencia-Sees, M, O. Valencia-See, N. Insel Chambero, P. Südufer, Q. Cordillera del Interior (Cerro Maria), R. Südhang gegen die Llanos hin. 1. Passatwind aus NE, 2. Wolkentürme über den kahlen Antilleninseln, 3. «Inselföhn», 4. Heißer Aufwind, 5. Mit der Höhe abkühlender Aufwind, 5–6. Typische «Föhnhaube», 6. durch den lokalen Aufwind (7) abgelenkte Abwinde, 8. Neuerliche Abkühlung und Wolkenbildung, 9. Lokale Aufwinde, 10. Passatwind nach den Llanos hin (nach VARESCI 1980 b).



Abb. 123: Bisekt des Sukkulentenwaldes von Carora. 1–6 und 13 Sukkulenten. Erklärung der Einzelheiten im Text. Bisekte etwa 10 m breit.

ihre wasserspeichernden Gewebe auffüllen können.

Den Eindruck von einem sehr dichten Bestand gibt die Abbildung 123 wieder mit 1 *Cereus lemairei*, 2 *Cephalocereus moritzianus*, 3 *Cereus griseus*, 4 *Melocactus caesi*, 5 *Opuntia wentiana*, 6 *O. caribea* auch 13 *Mammillaria simplex* und den Sträuchern 7 Mimosaceen sp., 8 Capparidaceen sp., 9 *Cercidium praecox* mit grüner assimilierender Rinde, 10 *Ipomoea carnea* als randliches Gebüsch, 11 Euphorbiaceen (*Croton*, *Jatropha urens* mit Brennhaaren), 12 Kräuter (*Sida*, *Bastardia* und 14 die xerophytischen Epiphyten *Tillandsia flexuosa* oder *T. recurva*. Typisch sind auch viele Krusten- und Strauchflechten u. a. die auf höhe-

re Luftfeuchtigkeit hinweisen. Meist sind die Bestände viel offener: Auf den trockensten Biotopen kommt nur *Melanocactus* vor. Oft überziehen Opuntien große Flächen, denn ihre Sproßglieder bleiben an weidenen Ziegen hängen und werden durch diese verbreitet.

Den Übergang zu den laubabwerfenden Wäldern bildet der Dornbusch oder «Espinar». Die vereinzelt im Cardonal vorkommenden Sträucher, *Acacia*, *Mimosa* und Caesalpiniaceen-Arten herrschen hier vor (Abb. 124); die Säulenkakteen sind nur durch *Cereus jamacaru* vertreten. Besonders interessant ist die beblätterte



Abb. 124: Bisekt eines Dornwaldes (Espinar) bei Barquisimeto, 1. Mimosaceae gen., 2. *Cereus jamacaru*, 3. *Plumeria alba* in Blüte, 4. *Peireskia guamacho* mit blattlosen Astenden, 5. *Pitcairnia maidifolia*, 6. *Croton rhamnifolius*, 7. *Bastardia viscosa*, 8. *Pfaffia iresinoides*, 9. Gramineae und Cyperaceae, 10. *Arrabidaea* spec., 11. *Evolvulus filipes* (nach VARESCI 1980 b).

Kaktee *Peireskia guamacho*, von der man annimmt, daß sie der Stammform der Cactaceae nahe steht. Hier findet man auch den in tropischen Gartenanlagen verbreiteten «Frangipani» – die schön duftende Apocynacee *Plumeria alba* mit sukkulenten Zweigen sowie *Guaiacum officinale*; am Boden wachsen häufig Bromeliaceen (*Bromelia*, *Pitcairnia* u. a.).

Auch eine sehr xeromorphe *Commelina repens*, sowie die poikilohydre *Selaginella sellowii* kommen vor. Sehr auffallend ist *Bursera simaruba* mit sukkulentem Stamm und einer abblätternden, braunen Rinde. Dieser Baum wird schon über 4 m hoch, auch einige andere Baumarten, die damit zu den 5–20 m hoch werdenden laubabwerfenden Wäldern – Selva decidua – des sZB I (II) überleiten (Abb. 125). Typisch für diesen ist das Klimadiagramm von Caracas (Abb. 119, Nr. 18) mit über 800 mm Regen, die vorwiegend in den Monaten Mai bis November fallen. Viele Baumarten blühen im blattlosen Zustand schon am Ende der Dürrezeit noch vor dem ersten Regenfall. Der auslösende Faktor dürften die hier um diese Zeit besonders hohen Temperaturen sein. Besonders fallen dann durch die gelben Blüten *Cochlospermum vitifolium* und durch die rosa Blüten *Triplaris caracana* oder *Tabebuia*-Arten auf. Die Euphorbiacee *Hura crepitans*, deren Früchte beim Austrocknen explodieren und die Samen dabei heraus schleudern, fällt durch die stacheligen Emergenzen am Stamm auf. Wenn sie auf feuchten Biotopen wächst, bleibt sie immergrün. Überhaupt scheint der Laubfall bei vielen Arten fakultativ zu sein und die Dauer des blattlosen

Stadiums kann je nach den Regenfällen in den verschiedenen Jahren wechseln.

Über das Kronendach dieser Wälder ragen einzelne Arten, wie *Ceiba pentandra*, *Bombax* und *Bombacopsis*, sowie *Erythrina glauca* hinaus. Eine sehr weit ausladende, schirmartige Krone besitzt die Mimosacee *Pithecellobium saman*; diese Baumart läßt man bei Rodungen häufig als Schattenbaum stehen; die horizontalen starken Äste sind dann mit Epiphyten (Orchideen, Bromeliaceen, Farnen) dicht besetzt. Wichtige Arten sind auch die überreich blühenden *Cassia moschata* oder *Copaifera officinalis* und *Pterocarpus podocarpus*. Zusammen mit den 14 Lianen gibt VARESCHI die Zahl der Arten in einem Bestand mit etwa 62 an. Man unterscheidet die trockenen laubabwerfenden Wälder, wie sie um Caracas vorkommen, und die feuchten, bei denen die Dürrezeit nur noch etwa 2 Monate (bei 1500 mm Jahresregenmenge) oder 3 Monate (dann über 2000 mm Regen) dauert. Letztere sind artenreicher (80 Arten) und können 30 m Höhe erreichen (Abb. 126). Sie sind dichter und meist aus 2 Baumschichten aufgebaut.

Diese Wälder enthalten forstlich wichtige Baumarten wie *Anacardium excelsum*, *Bombacopsis sapium*, *Cedrela*- und *Pithecellobium*-Arten, sowie den Mahagonibaum *Swietenia macrophyllum*. Die schön rosa blühende *Tabebuia pentaphylla* ist die Nationalblume von Venezuela. Die für die tiefen Lagen von Nordvenezuela typischen laubabwerfenden Wälder reichen nach Süden noch etwas über den unteren Orinoco und seinen Nebenfluß Apuri hinaus.



Abb. 125: Bisekt des Trocken Passatwaldes von Quirquire, in den Llanos von Venezuela, 1. *Luehea candida* (Tiliaceae), 2. *Spondias mombin* (Anacardiaceae), 3. *Tabebuia spectabilis* (Bignoniaceae), 4. *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), 5. *Pithecolobium caraboboensis* (Mimosaceae), 6. *Libidibia* spec. (Mimosaceae), 7. *Lonchocarpus* spec. (Papilionaceae), 8. *Randia* spec. (Rubiaceae), 9. *Platymiscium* spec. (Papilionaceae) (nach VARESCHI 1980b).

Sie sind am stärksten gerodet und in Kulturland umgewandelt worden, oft werden die abgebrannten Flächen auch extensiv beweidet. Die Kakteenhalbwüste und der Dornbusch sind für Ackerbau schon zu trocken und werden nur als Ziegenweide genutzt. Im Bereich der laubabwerfenden Wälder kann man Kaffee unter *Erythrina* als Schattenbaum anbauen; in den trockeneren Teilen auch Sisal-Agaven; in den feuchteren entstehen nach Aussaat von *Panicum maximum* Intensivweiden, während Zuckerrohr meist zusätzliche Bewässerung verlangt, dann aber sehr hohe Erträge ergibt.

Das Klima im Gebiet dieser Wälder ist durch die lange Dürrezeit angenehm, namentlich in mittleren Lagen der Gebirge und deshalb sind diese von Weißen am dichtesten besiedelt. Die schwarze Bevölkerung findet man in den tiefsten heißen und feuchten Lagen, in denen Kakao-Anbau oder Hevea-Pflanzungen möglich sind. Die Andinos, d. h. die Indianer-Mischlinge, besiedeln die Anden in Höhenlagen um 3000 m NN.

Ökologisch sind die laubabwerfenden Wälder in Venezuela kaum untersucht worden. Mitten im Bereich dieser laubabwerfenden Wälder nördlich des unteren Orinoco-Laufs und im Bereich seiner vielen Zuflüsse von den Venezolanischen Anden im großen Becken der *Llanos del Orinoco* werden die Wälder von einer offenen Savanne abgelöst, die sich nach Westen weit nach Kolumbien hinein fortsetzt. Es handelt sich nicht um eine klimatisch bedingte Savanne, sondern um eine edaphische, die im genauer

untersuchten zentralen Teil auf die Ausbildung einer lateritischen Hartschicht, der *Arrecife* zurückzuführen ist. Wir werden sie erst im Band 2 bei den tropischen Pedobiomen besprechen.

Die feuchten laubabwerfenden Wälder leiten gleitend bei zunehmenden Niederschlägen und einer noch stärkeren Verkürzung der Dürrezeit zu den *halbimmergrünen tropischen Wäldern* über. Diese lassen sich am leichtesten während der Dürrezeit erkennen, wenn sich unter der kahlen Baumschicht die dunkle immergrüne Strauchschicht deutlich abhebt. Solche Wälder mit der immergrünen Rutacee *Pilocarpus* erinnern an eine Kaffeepflanzung unter laubabwerfenden Schattenbäumen.

Je feuchter das Klima wird, desto dichter wird die immergrüne Strauch- und untere Baumschicht. Schließlich ist der ganze Wald immergrün und nur die großen laubabwerfenden Bombacaceen ragen über das unregelmäßige Kronendach hinaus. Die halbimmergrünen Wälder sind ein Übergangstypus zu den *immergrünen tropischen Regenwäldern*, die in Venezuela im südlichen Teil vorkommen, im nördlichen Teil dagegen in tiefen Lagen nur dort wachsen, wo vor einem Gebirge der Passat gestaut wird, so daß es zu Regenfällen auch während der sonst trockenen Monate kommt.

Wir erwähnten bereits, daß von den meteorologischen Stationen nur die am Rio de Oro (11) und die in San Carlos de Rio Negro (20) das typische Klimadiagramm des tropischen Regenwaldes aufweisen. Aber die Wälder am Rio de Oro an der kolumbianischen Grenze sind

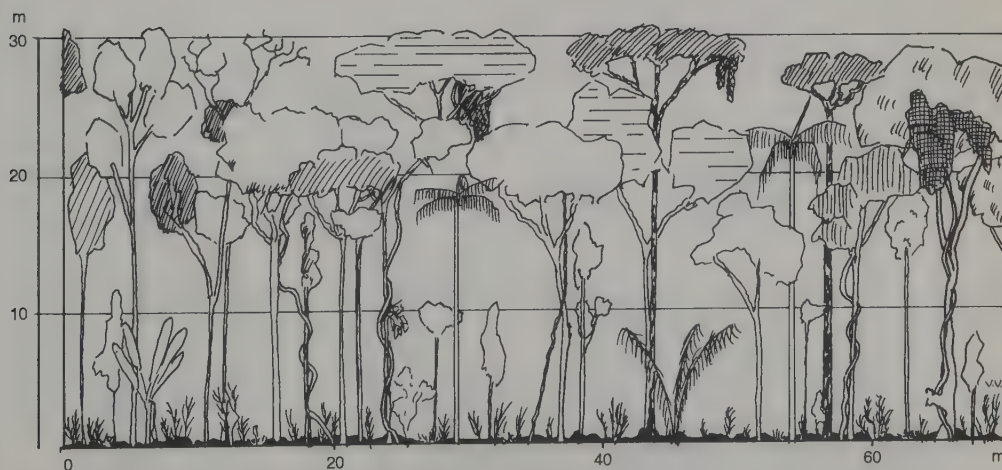


Abb. 126: Bisekt des Feuchten Passatwaldes vom Rio Caura (nach VARESCI 1980 b).



kaum zugänglich und deshalb kaum untersucht worden, San Carlos de Rio Negro liegt wie der Name besagt, im Gebiet der Schwarzwasser-Flüsse, deren Wasser durch Humuskolloide dunkelbraun gefärbt und extrem nährstoffarm ist. Es handelt sich um ein Gebiet der tropischen ombrogenen Waldhochmoore auf gebleichten Sandböden mit einem pH-Wert von 3,8 bis 4,5, auf denen kein typischer immergrüner Regenwald wächst. Im Gegenteil, es handelt sich um niedrigere Wälder mit dicht stehenden Baumstämmen, die oft stark verdickt sind und nur wenig Laub tragen. Die Fauna ist sehr arm: es fehlen Krokodile, Karibenfische (Piranhas), Moskitos, selbst Vögel sind selten. Zur Zeit werden diese Wälder ökologisch untersucht. Es handelt sich nicht um die klimatisch bedingte Vegetation eines Zonobioms, sondern um ein Pedobiom (Peino-Helobiom), auf sehr nährstoffarmen und nassen Böden (entspricht unseren Hochmooren), auf die wir in Band 2 zurückkommen. Wir beschränken uns darauf, die von VARESCI gezeichneten Waldprofile wiederzugeben (Abb. 127).

Über typische unberührte immergrüne Regenwälder in tiefen Lagen, mit Baumarten, die hinsichtlich des Laubwechsels, der Blüte- und Fruchtzeit keinen jahreszeitlichen Rhythmus

aufweisen, können wir aus Venezuela nicht berichten. Bei den über weite Flächen von Guayana ausgedehnten Wäldern macht sich immer noch eine, in den einzelnen Jahren verschieden stark ausgeprägte Dürrezeit bemerkbar, wie z. B. in El Dorado (Abb. 128). Auch eine nur ganz kurze, in einzelnen Jahren sogar fehlende Dürrezeit bedingt bereits eine Jahresperiodizität der Lebenserscheinungen im Walde. Deshalb spricht man von «Saison-Regenwäldern». Solche Regenwälder bei El Dorado sind nicht hochwüchsig, haben ein gleichmäßiges Kronendach und sind artenreich (insgesamt 100 Arten, in der Mehrzahl Baumarten). Die Blätter besitzen merkwürdigerweise meist Träufelspitzen, die Zahl der Lebensformen ist groß; Lianen und Epiphyten, auch Würger-Arten (z. B. *Clusia*) sind vertreten (Abb. 129).

10.5 Die Orobiome von Venezuela

Mit der Höhenlage im Gebirge ändert sich das Tageszeitenklima nicht, aber die mittlere Jahrestemperatur nimmt ständig ab (Abb. 120). Außerdem ändern sich in ganz verschiedener Richtung die Niederschlagsverhältnisse. Da der Passat das ganze Jahr hindurch aus derselben Himmelsrichtung weht, unterscheiden sich die

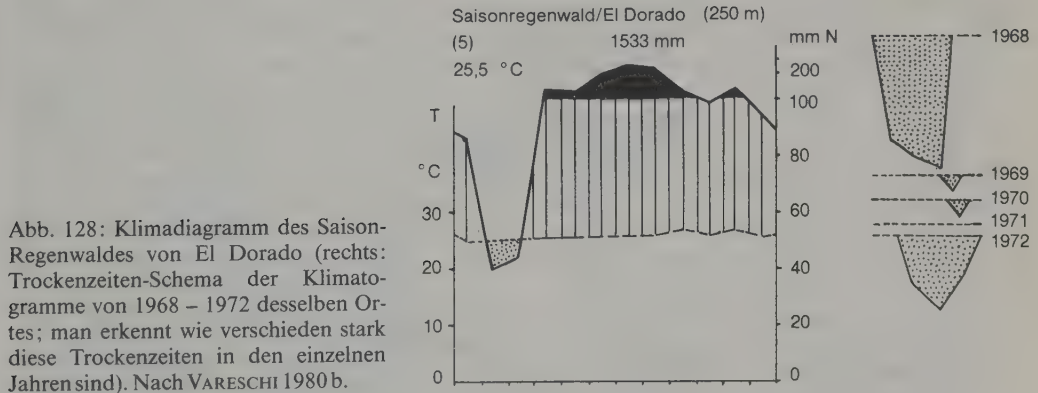


Abb. 127: Drei Bisekte des Schwarzwasserwaldes vom Caño Monomi, Territorio Amazonas (100 m); A, B, C sind Beispiele bei immer höherem Wasserspiegel. 1. *Leopoldinia pulchra* (Palmae), 2. *L. piassava*, 3. *Mauritia armata*, 4. *Desmoncus horridus*, 5. *Spathanthus bicolor* (Rapateaceae), 6. *Rhynchospora* cf. *corymbosa* (Cyperaceae), 7. *Maranta arundinacea* (Marantaceae), 8. *Anthurium* spec. (Araceae), 9. *Ravenala guianensis* (Musaceae), 10. *Pachira aquatica* (Bombacaceae), 11. *Malouetia glandulifera* (Apocynaceae), 12. *Thurnia polycephala* (Thurniaceae), 13. *Macairea stylosa* (Melastomaceae), 14. *Cephalostemon affinis* (Rapateaceae), 15. *Montrichardia arborescens* (Araceae), 16. *Ambelania laxa* (Apocynaceae), 17. *Tococa ciliata* (Melastomaceae), 18. *Tachigalia cavipes* (Caesalpinaceae), 19. *Clusia amazonica* (Guttiferae), 20. *Dichronema acaulis* (Cyperaceae), 21. *Eriocaulaceae* gen., 22. *Eschweilera rigida* (Lecythidiaceae), nach VARESCI 1980 b.

Verhältnisse auf der Windseite, also am Luv-Hang, extrem von den Verhältnissen im Windschatten, d. h. am Lee-Hang.

Auf dem Schema (Abb. 123) haben wir die Verhältnisse auf der Luv-Seite eines Gebirges dargestellt, an dem der Passatwind aufsteigt, sich dabei abkühlt, so daß es zur Kondensation und Regenfall von einer bestimmten Höhenlage an kommt, häufig durch den Windstau sogar schon am Fuß des Gebirges.

Am Nordhang der Cordillera de la Costa nimmt deshalb der Niederschlag mit der Höhe ständig zu und die Dauer der Dürrezeit ab. Man kann somit eine Höhenstufenfolge erkennen, die den Vegetationszonen von Norden nach Süden annähernd entspricht: Auf die untere Hanglage mit Säulenkakteen und Dornbusch folgt darüber der laubabwerfende Wald, der dann in den halbimmergrünen und immergrünen übergeht. Das gilt für den Luv-Hang, während der Lee-Hang im Windschatten diese Stufenfolge nicht zeigt; er ist extrem trocken. Abweichungen von den Vegetationszonen der

Ebene gibt es auch am Luv-Hang: In einer bestimmten Höhe bleiben, selbst in der Dürrezeit, die Wolken oft liegen und es kommt zur Nebelbildung und tiefender Nässe. Diese Stufe der *Nebelwälder* ist in den Tropen für alle Gebirge, die unter der Einwirkung der Passatwinde stehen, besonders typisch. Die Nebelwälder werden in Venezuela als «*Selva nublada*» also als «Wolkenwälder» bezeichnet und VARESCI unterscheidet einen «Wolkenwald» von dem eigentlichen «Nebelwald» (*Selva de nieblas*). Aber diese Unterscheidung stößt auf Schwierigkeiten: Wolken schweben in der Luft; wenn sie aber im Gebirge am Hang bis zum Boden herunterstoßen, dann befindet man sich im Nebel. LAUER beobachtete am Ostabfall des mexikanischen Hochlandes bei am Hang aufsteigenden Luftmassen zwei Höhenlagen mit Wolkenbildung und Kondensation, eine untere noch bei relativ hoher Temperatur, bei der die Wolken über dem Hang schweben und sich ausregnen, so daß in dieser Höhe ein Maximum der Regenmenge erreicht wird, und eine zweite



Abb. 129: Saisonregenwald von El Dorado, venezolanisch Guayana; 130 m ü. M. Die wichtigsten Pflanzenfamilien und Lebensformen: 1, 6. Lauraceae, 2, 5, 17. Leguminosae, Papilionaceae, 3. Meliaceae, 4. Bignoniaceae, 7. nicht bestimmt, 8. *Olfersia*, 9. *Cyathea*, 10. *Ravenala guyanensis*, 11. Jungwuchs, 12, 13. Araceae; 14. Sträucher (Piperaceae, Melastomaceae; Rubiaceae); 15, 19. Rubiaceae, 16. *Geonoma* (Palmae), 17. Moose und Lebermoose an den Stammbasen, 18. Kräuter (Rubiaceae, Farne), 19. *Desmoncus* (Palmae); 20. Lianen (Bignoniaceae, Sapindaceae). Nach VARESCI 1980b.

beim weiteren Aufstieg der Luftmassen nahe an der oberen Waldgrenze schon bei niedrigen Temperaturen. In dieser tritt nochmals Kondensation mit Nieselregen und Nebel auf. Da die kältere Luft bei Sättigung viel weniger Wasserdampf enthält, sind die Niederschläge viel geringer. Man könnte also in diesem Falle die untere Zone als «Wolkenwald», die obere als «Nebelwald» bezeichnen.

Nach dem Schema von VARESCHI (Abb. 124)

ist auf der Luv-Seite der ganze obere Teil der Cordillera de la Costa bei Rancho Grande in Wolken gehüllt. Beginnend in etwa 1000 m NN unterhalb des Passes Porta Chuela (1136 m NN) bis zum Gipfel Paraiso (1814 m NN). Er spricht deshalb von einem «Wolkenwald».

Aufzeichnungen über die Witterung während eines längeren Zeitraumes liegen nur aus dem Jahre 1946 von BEEBE vor und zwar für die Monate März bis August:

Tab. 24: Witterungsfaktoren 1946 bei Rancho Grande nach BEEBE 1958.

Monate	III	IV	V	VI	VII	VIII
Tagesmittel in °C	18,6	19,8	19,4	18,9	18,5	18,3
mittl. Feuchtigkeit in %	88,3	94,8	94,0	92,6	92,7	92,3
Regenmenge in mm	16	363	330	132	179	511
Nebelstunden in der Zeit 6–22 h	194	274	194	134	120	84
Tage ohne Nebel	6	1	3	11	14	12
Tage ohne Sonne	2	12	5	3	4	4
Sonnenstunden	102	47	82	96	109	103

Nur der Monat März gehört noch zur Dürrezeit (fast ohne Regen), jedoch mit viel Nebel am Tage. Am nebelreichsten ist der April, am nebelärmsten der August mit den höchsten Regenmengen (511 mm). Der Erstautor besuchte Rancho Grande im Januar 1969 mitten in der Dürrezeit. Die Nächte waren wolkenlos, auch die Morgenstunden, ab 8 h wurde es neblig; mittags klarte es etwas auf, aber nachmittags verdichtete sich der Nebel zu einem Nieselregen (bis 18–19 h), dann wurde der Himmel wieder wolkenlos. Der Nebel hielt in der Dürrezeit am Tage etwa 7 bis 9 Stunden an. Man müßte somit von einem «Nebelwald» sprechen. Anders dürfte es im August in der Regenzeit sein bei häufigen Regengüssen und im Mittel nicht einmal 3 Stunden Nebel am Tage. In diesem Falle wäre es ein «Wolkenwald»! Die Unterscheidung Nebelwald-Wolkenwald ist somit sehr problematisch. Erst wenn genauere Aufzeichnungen der Witterung während eines ganzen Jahres aus verschiedenen Gebirgen vorliegen, könnte man die Verhältnisse genauer beurteilen.

Der Wald von Rancho Grande ist in jüngster Zeit genauer von HUBER (1976) untersucht worden. Dabei stellte er fest, daß je nach Exposition und Höhenlage die Nebelwaldtypen sehr starke Unterschiede in ihrer Zusammensetzung und Struktur aufweisen. Es gibt solche mit Baumfarnen, andere mit vielen Palmen usw. Es ist des-

halb verständlich, daß der Wald «La Carbонера» am Nordwesthang der mittleren Venezolanischen Anden in etwa 2300 m NN, den VARESCHI als Beispiel eines Nebelwaldes anführt, sich sehr stark von dem bei Rancho Grande in einer um 1000 m tieferen Höhenlage der Cordillera de la Costa unterscheidet, schon durch das Auftreten von *Podocarpus*. Die Nebelwaldstufe kann noch höher in der heftigen Winden ausgesetzten Gipfelregion liegen, dann sind die Bäume niedrig, sowie verkrüppelt und dicht mit Moosen oder Flechten behangen. Im Englischen spricht man von «*Elfin Woods*».

Die Höhenlage hängt vor allem davon ab, wie feucht die Luft ist, die am Hang aufsteigt. Im Gegensatz zu Venezuela ist in Ostafrika am Kilimandscharo die Luft sehr trocken und die Nebelstufe fällt mit der oberen Waldgrenze erst in über 3000 m NN zusammen und über dieser Nebelstufe nehmen die Niederschläge sehr rasch ab. In dieser Höhe fehlen der tiefen Temperatur wegen phanerogame Epiphyten und die Bäume sind hauptsächlich mit Flechten behangen.

Nebelwälder sind somit kein bestimmter Waldtypus, sondern nur durch den Nebelfaktor gekennzeichnet. In den Nebelwäldern ist aber nicht nur die Luftfeuchtigkeit sehr hoch, sondern zugleich die Lichtintensität erniedrigt; bei dichtem Nebel herrscht Dämmerlicht. Es fragt sich deshalb, ob die Pflanzen dieser Wälder

insbesondere im Waldinneren Schattenpflanzen-Charakter besitzen. HUBER (1976, 1978) ist dieser Frage im Nebelwald Rancho Grande (Venezuela), der auf $10^{\circ} 16' \text{ N}$ in 1000–1800 m NN am Luvhang des Passatwindes liegt, nachgegangen. Die Temperatur beträgt $20\text{--}16^{\circ}\text{C}$, der Jahresniederschlag 1600–2000 mm. Untersucht wurden der Lichtkompensationspunkt von 54 häufigen krautigen und holzigen Arten des Waldinneren nach der ÄLVIK-Methode (vgl. p. 146).

Der Lichtgenuß 1 m über dem Waldboden ist an klaren Tagen im Nebelwald infolge der Hanglage mit Seitenlicht besser (1–3 % des Tageslichts) als im Tiefenregenwald an gleichen Tagen (0,5–1 % des Tageslichts). Die Beleuchtung betrug im Nebelwald an klaren Tagen meist $20\text{--}50 \mu\text{-einstein m}^{-2}\text{s}^{-1}$, bei dichtem Nebel allerdings nur $3\text{--}15 \mu\text{-einstein m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($1 \mu\text{-einstein m}^{-2}\text{s}^{-1} = \text{etwa } 60 \text{ lux}$). Die Bestimmung des Lichtkompensationspunktes bei $20,8\text{--}24,4^{\circ}\text{C}$ ergab, daß er bei 80 % aller untersuchten Arten im Waldinneren durchaus nicht so niedrig war wie bei typischen Schattenpflanzen, nämlich zwischen $1,5$ und $5 \mu\text{-einstein m}^{-2}\text{s}^{-1}$ oder etwa 90 bis 260 lux. Es handelt sich somit nicht um extreme Schattenpflanzen, sondern um solche, die mehr an stark wechselnde Lichtintensitäten angepaßt sind. Sehr ausgesprochen ist jedoch der Größenunterschied zwischen Blättern von Jungpflanzen der Baumarten am Waldboden im tiefen Schatten und den späteren Blättern der erwachsenen Individuen, die viel mehr Licht erhalten. Auffallend war bei der kolorimetrischen Messung wie träge alle Palmblätter reagierten, die, wie es scheint, eine sehr niedrige Geschwindigkeit des Gaswechsels besitzen wohl auf Grund von Besonderheiten der Blattanatomie. Auf jeden Fall kann man sagen, daß die Pflanzen des Nebelwaldes genügend Licht erhalten, um ihren Assimilathaushalt aufrecht zu erhalten. Eine genaue Tagesbilanz des Assimilathaushalts an Nebeltagen konnte jedoch nicht aufgestellt werden. Auf die Höhenstufenfolge der einzelnen tropischen Gebirge kommen wir in Band 2 bei der Besprechung des Zonobioms I zurück. Hier sollen nur noch die einzigartigen Verhältnisse der Tafelberge im südlichen Teil von Venezuela in der Provinz Guayana besprochen werden. Sie sind Reste des Guayanaschildes, der durch das eingesunkene Amazonasbecken von dem riesigen Brasilianischen Schild getrennt wurde und als Randgebiet einer sehr viel stärkeren Erosion unterlag.

Eine über 2000 m mächtige harte quarzitisches Sandsteinschicht wurde auf etwa 1600 Millionen Jahre alte Granite abgelagert. Aber heute sind als Zeugen nur noch einzelne Tafelberge als riesige Turmklötze mit 500–1000 m senkrecht abfallenden Hängen verblieben, die von den Indianern als «Tepuis» (Tepui = Haus der Götter) bezeichnet werden.

Am Fuße der Tepuis wächst ein Saison-Regenwald bei einer Jahrestemperatur von 27°C . Oben auf dem ständig von Wolken umgebenen Tafelberg herrscht dagegen nur eine Mitteltemperatur von 10°C bei ständig stürmischen Passatwinden. Die Steilwände sind fast vegetationslos, so daß Höhenstufen fehlen. Die Tafel selbst ist durch Schluchten und Spalten (oft Hunderte von Metern tief) und groteske Sandsteinskulpturen ebenfalls schwer begehbar. Nur wenige Male gelang der Aufstieg und erst in letzter Zeit konnten durch den Einsatz von Hubschraubern die Vegetationsverhältnisse erkundet werden (STEYERMARK 1967). Der höchste Tepui Roraima an der venezolanisch-brasilianischen Grenze erreicht eine Höhe von 2810 m NN.

Über die Vegetation der Gipfellagen von Tepuis macht VARESCI (1980a) einige Angaben; ihre Flora besteht zu 5–50 % aus Endemiten. Der quarzitisches Sandstein bildet bei der Verwitterung einen sehr nährstoffarmen, sauren, fast weißen Sandboden, entsprechend findet man nur anspruchslose Arten, Insektivoren und solche, die den Epiphyten nahestehen. Baumgewächse fehlen fast ganz. *Bonnetia* ist ein Zwergbaum mit großen duftenden Blüten, an Schopfbäume erinnert *Barbacaenia tubiflora*, deren Stamm jedoch aus verfilzten Adventivwurzeln besteht. Sie gehört zu den Velloziaceae, die meist poikilohydre Arten sind. Der Zünderbaum (*Chimantea cineraria*), eine Composite, hat ein harziges Zwergstämmchen, das man selbst bei Regen anzünden kann. Einen Spalierwuchs hat *Cyrilla racemiflora* mit rosaroten Blütentrauben, *Tepuia* ist die einzige Ericacee dieser Berge, zu den Rapateaceen gehört *Stegolepis* mit merkwürdig geknickten Schwertblättern. Besonders reich vertreten sind an Epiphyten reiche Familien: Von den Orchideen kommen allein auf dem Auyan-Tepui 195 Arten vor, von den Bromeliaceen findet man 25 *Cottendorfia*-Arten nur auf Tepuis. Die Familien mit anspruchslosen Arten wie Rapateaceen, Eriocaulaceen, Cyperaceen u. a. weisen eine Vielfalt an Arten auf. An Insektivoren sind von den 16

venezolanischen *Drosera*-Arten auf den Tepuis bisher 7 festgestellt worden, ebenso findet man in Tümpeln *Utricularia*-Arten und in Bächen *Genlisea*-Arten (Iridaceae) mit spiralgewundenen Gabelfallen, endemisch ist die Gattung *Heliophora* (Sarracenaceae), deren Krüge mit bis zu 200 ml Flüssigkeit die stickstoffhaltigen Stoffe von sich zersetzenden Tieren aufnehmen. Fast bei jeder Expedition werden immer noch neue Arten gefunden.

Eine genauere floristische Analyse der Tafelberge (Tepuis) in Venezuela (Abb. 118 s. Guayana) machen STEYERMARK und DUNSTERVILLE (1980): Insgesamt sind bisher 41 Gattungen der Farngewächse und 422 Gattungen der Blütenpflanzen bekannt. Von letzteren besitzen 103 Gattungen Arten, die vorwiegend in tiefen Lagen (50–500 m NN) verbreitet sind. Das gilt in erhöhtem Maße von dem Guaiquinima Tepui, dessen Hochfläche bis auf 1680 m NN hinaufragt, aber teilweise auf 700 m NN absinkt und durch ein von dieser Höhe herabführendes Tal auch für die Pflanzenarten des Tieflandes leicht zugänglich ist. Von den 449 Arten, die auf der Hochfläche von diesem Tepui in 700–750 m NN vorkommen, sind 21,6% Tieflandarten. Auch die Mehrzahl der endemischen Arten des Hochplateaus gehört zu Gattungen mit überwiegend im Tiefland verbreiteten Arten. Man kann deshalb annehmen, daß eine Besiedlung von unten in einer wärmeren Periode stattgefunden hat und es später zur Neubildung von Arten kam.

Im Westen am unteren bis mittleren Orinocolauf ist die Sandsteinschicht völlig erodiert, aber vom Granitsockel ragen noch einzelne 200–300 m hohe Inselberge heraus – die «Lajas» – über die HUBER (1980) berichtet: Da bei Granitbergen an den Hängen das verwitternde Gestein sich schalenförmig ablöst, bilden sich sehr, sehr trockene Standorte. Aber dort, wo sich der Verwitterungssand und -grus anhäufen, namentlich am Fuß der kahlen Hänge und in Felsspalten, sammelt sich mehr Wasser an: es entstehen nährstoffarme, jedoch feuchte Biotope, so daß Bäume wachsen können, wie *Pseudobombax croizatii* mit leuchtend grüner Rinde, die während der 3–4 Monate blattlosen Zeit CO₂ assimilieren kann. Von v. HUMBOLDT und BONPLAND wurden von hier beschrieben: *Bursera orinocensis*, die Melastomataceen *Acanthella sprucei* und *Graffenrieda rotundifolia*, 2 *Tabebuia*-Arten und *Jacaranda obtusifolia* (Bigno-

niaceae), *Certoria dendrina* (Papilionaceae) und *Tocoyena orinocensis* (Rubiaceae).

Auf trockenen Granitfelsen bildet *Barbaceinia tubiflora* manchmal einige hundert Quadratmeter große Kolonien. Eine nahe Verwandte ist die Haemodoracee *Schiekia orinocensis*. Auch einige Kakteen (*Cereus hexagonus*, *Melocactus*) und viele Bromeliaceen kommen hier vor, obwohl die Niederschläge in der Regenzeit bis 2000 mm erreichen. Von den terrestrischen Bromeliaceen haben verschiedene *Pitcairnia*-Arten bis 2 m hohe Blütenstände. In kleinen Lachen während der Regenzeit bilden kurzlebige Arten einen Blütenteppich (*Utricularia limbriata*, *Xyris stenostachya*, die Eriocaulacee *Syngonanthus alleni*, die endemische Rubiacee *Borreria pygmaea* und eine endemische *Bulbostylis* (Cyperaceae), sowie die weiter verbreiteten *B. leucostachya*. Die Nährstoffarmut des Wassers wird durch niedrige pH-Werte von 3,5 bis 4,2 angezeigt. Auch Lianen fehlen in kleinen Wald- und Buschinseln nicht. Aber auf diesen Inselbergen, die z. T. Reliktstandorte der Vegetation früherer Trockenzeiten sind, kennt man noch nicht alle Arten.

Ein besonderes Pedobiom in NE-Venezuela mit einer sehr eigenartigen Vegetation ist der Asphaltsee von Guanaco mit einer Fläche von über 4,4 km² (LASSER u. VARESCHI 1959). Die im Zentrum des Sees ausgeschiedene Asphaltmasse (pH = 6,2) stellt für die Pflanzen ein steriles Substrat dar und ist vegetationslos. Die Erstbesiedler sind Mikroorganismen und Ameisen sowie Termiten, dazu gesellen sich Flechten (*Cladonia furfuracea*) und Moose (*Campylopus arctocarpus*, *Sphagnum acutifolium*). Sie bereiten den Boden für die ersten Kümmerexemplare von *Cyperus polystachyus* vor; *Andropogon bicornis* und *Rhynchanthera acuminata* (Orchid.) folgen. Dabei sinkt der pH-Wert auf 5,4, die Wasserkapazität des Bodens steigt auf 20%, und der Nährstoffgehalt nimmt zu. Die Besiedlung der Umgebung von Schwefelquellen (pH = 2,5) geht über ein *Cladonia*-Stadium zu *Eleocharis caribea*-Beständen. Die Termitenhäufen werden durch *Clusia*-Arten (Baumwürger), *Anthurium rugosum* und verschiedene Epiphyten (Bromel., Orchid., Farne) besiedelt; um sie herum entsteht ein Rhynchosporetum mit *Jussiaea nervosa*, *Xyris communis* u. a., oder *Andropogon bicornis* wird dominant.

Die Vegetation der überschwemmten Teile ändert sich mit zunehmender Bodenanreiche-

rung. Zuerst stellen sich ein: *Nymphaea ampla* mit *Limnanthemum humboldtianum* und *Utricularia*; dann folgen *Eleocharis ellipticus* oder *Lycopodium meridionale* mit *Drosera*-Arten – alles Zeiger für Nährstoffarmut. Werden die Wachstumsverhältnisse günstiger, so treten *Blechnum serrulatum* und *Heliconia psittacorum* auf, bis sich die für das ganze Delta-Gebiet bezeichnende *Montrichardia arborescens* mit großen Rhizomen ausbreitet. Dazu kommen als Bäume mit Brett- und Stelzwurzeln *Pterocarpus officinalis*,

Clusia spec. und die Palme *Mauritia setigera*.

Es entsteht ein 10–20 m hoher Sumpfwald, der den Asphaltsee umgibt. Wenn das Wasser leicht brackig wird, gesellt sich *Rhizophora mangle* hinzu. Auf den Bäumen siedeln sich viele Epiphyten an: Farne (*Asplenium serratum*, *Nephrolepis biserrata*, *Cyclopeltis semicordata*, *Microgramma persicariaefolia*, *Vittaria lineata*), Araceen (*Anthurium rugosum*, *Philodendron laciniatum*), *Peperomia*-Arten und Moose (Abb. 130).



Abb. 130: Asphalt-See von Guanaco. Querschnitt durch den unteren Teil des *Pterocarpus officinalis*. Schwarz = Asphalt, punktiert = Boden und Schlamm.

A *Pterocarpus officinalis*, B *Clusia* sp., C *Rhizophora mangle*, D *Mauritia setigera*-Palme, E *Montrichardia arborescens* (Araceae), F Keimpflanzen von A, G *Asplenium serratum* (epiphytischer Farn auf *Rhizophora*-Stelzwurzel), H *Anthurium rugosum* (auf *Clusia*-Stelzwurzel), J *Campyloneuron phylliditis* (epiphytischer Farn auf *Clusia*), K *Philodendron laciniatum* sowie Q als Lianen am *Pterocarpus*-Stamm (rechts) hinauf kletternd, L *Vittaria lineata* und M *Nephrolepis biserrata* sowie O *Cyclopeltis semicordata* und P *Microgramma persicariaefolia* (4 epiphytische Farnarten). Nach LASSER und VARESCI aus WALTER 1973.

Auf die alpine Stufe der Anden in Venezuela – die Páramos – kommen wir in Bd. 2 zurück.

Mit diesem Beispiel von Venezuela, einem ökologisch besonders interessanten und abwechslungsreichen tropischen Gebiet schließen wir unsere allgemeine Betrachtung ab.

In Band 2 u. 3 werden die speziellen ökologischen Verhältnisse der einzelnen Zonobiome

mit ihren Oro- und Pedobiomen von den tropischen bis zu den arktischen behandelt, um zum Schluß auf die Gefahren hinzuweisen, denen die Geo-Biosphäre heute durch die Tätigkeit des Menschen ausgesetzt ist. Der Mensch, als Teil der Geo-Biosphäre stellt damit seine eigene Existenz ernstlich in Frage. Darauf hinzuweisen ist die Pflicht eines jeden global denkenden Ökologen.

Literaturverzeichnis

- ABATUROV, B. D. 1980: Einwirkung der kleinen Ziesel auf die Pflanzenproduktion in Halbwüsten. In: SOKOLOV, V. E. (Hg.), pp. 111–127, (Russisch)
- ABD-EL-RAHMAN, A. A. and BATANOUNY, K. H. 1965: The water output of the desert vegetation in the different microhabitats of Wadi Hoff.-J. Ecol. **53**, 139–145
- AGACHANJANZ, O. E. 1980: Die geographischen Ursachen für die Lückenhaftigkeit der Flora in den Gebirgen Mittelasiens. – Petermanns Geogr. Mitt. (Leipzig) **1**/1980, Seite 47–52
- AHLGREN, H. L. and AAMODT, O. S. 1939: Harmful root interactions as a possible explanation for effects noted between various species of grasses and legumes. – J. Amer. Soc. Agron. **31**, 982
- ALBERT, R. 1982: Halophyten. In KINZEL 1982, pp. 33–204.
- ALBERT, R. und KINZEL, H. 1973: Unterscheidung von Physiotypen bei Halophyten des Neusiedlerseegebietes (Österreich). – Z. Pflanzenphysiol. **70**, 138–157
- ALTMANN, P. L. and DITTMER, D. S. 1966: Environmental Biology. 694 pp. Fed. Amer. Soc. Exper. Biology, Bethesda-Maryland.
- ANDERSSON, G. 1944: Gas exchange and frost hardening studies in winter cereals. – Lund
- ARAGNO, M. 1981: Responses of microorganisms to temperature. – in LANGE et al. Physiological Plant Ecology p. 339–369
- AUBREVILLE, A. 1938: La forêt équatoriale et les formations forestières tropicales africaines. – Scientia (Como) **63**, 157.
- BARBOUR, M. G. 1970: Is any angiosperm an obligate halophyte. Amer. Midl. Natur. **84**, 105–120
- BATANOUNY, K. H. 1963: Water economy of desert plants in Wadi Hoff. Ph. D.-thesis, Cairo University
- BATANOUNY, K. H. and M. H. 1968, 1969: Formation of phytogenic hillocks: I and II. – Acta Bot. Acad. Sc. Hungar. **14**, 243–252; **15**, 1–18
- BATANOUNY, K. H. and ZAKI, M. A. 1969: Root development of two common species in different habitats in the mediterranean subregion in Egypt. – Acta Bot. Acad. Sc. Hungar. **15**, 217–226
- BAUMGARTNER, A. und REICHEL, E. 1975: Die Weltwasserbilanz. 179 pp. mit 31 Karten. München – Wien.
- BAZILEVICH, N. I. and TITLANOVA, A. A. 1978: Comparative studies of ecosystem formation. Grassland System analysis and Man (BREYMEYER, A. J. and Van DYNE, G. M. eds.). International biological Programm, pp. 713–758. Cambridge Univ. Press.
- BEADLE, N. C. W. 1981: The Vegetation of Australia. Fischer/Stuttgart/New York 690 p.
- Bd. 5 der Vegetationsmonographien der einzelnen Großräume (Hrsg. WALTER, H. & S.-W. BRECKLE)
- BEEBE, W. y CRANE, J. 1958: Ecologia de Rancho GRANDE, una selva nublada subtropical en el Norte de Venezuela. Bol. Soc. Venez. Cienc. Natur. No. **73**, 218–257.
- BELL, K. L. HIAT, H. D. and NILES, W. E. 1979: Seasonal changes in biomass allocation in eight winter annuals of the Mojave Desert. J. of Ecol. **67**, 781–787
- BERGH, J. P. VAN DEN 1968: An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. Versl. Landbouwk. Onderz. (Wageningen), Rep. **714**, 71 p.
- BEUG, H.-J. 1977: Waldgrenzen und Waldbestand in Europa. Göttinger Universitätsreden **61**, 23 pp.
- BEWLEY, J. D. and KROCHKO, J. E. 1982: Desiccation-tolerance, pp. 325–378. In LANGE et al. (eds).
- BJÖRKMAN, E. 1956: Über die Natur der Mykorrhizabildung unter besonderer Berücksichtigung der Waldbäume. Forstwiss. Zbl. **75**, 257–512.
- BLACKMAN, G. E. and WILSON, G. E. 1951: An analysis of differential effects of light intensity on the net-assimilation rate, leaf-area ratio and relative growth rate in different species. – Ann. Bot., N. S. **15**, 373–408
- BLAGOWESTSCHENSKI, W. A. 1935: Über den Verlauf der Photosynthese im Hochgebirge des Pamirs. – Planta **24**, 276–287.
- BÖRNER, H. 1960: Excretion of organic compounds from higher plants and its role in the soil-sickness problem. – Bot. Rev. **26**, 393–424.
- BONNIER, G. 1920: Nouvelles observations sur les cultures experimentales à diverses altitudes. – Rev. Gén. Bot. **32**, 305–326.
- BORNKAMM, R. 1961a: Zur quantitativen Bestimmung von Konkurrenzkraft und Wettbewerbsspannung. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **74**, 75–83.
- BORNKAMM, R. 1961b: Zur Lichtkonkurrenz von Ackerunkräutern. – Flora **151**, 126–143.
- BORNKAMM, R. 1963: Erscheinungen der Konkurrenz zwischen Höheren Pflanzen und ihre begriffliche Fassung. – Ber. Geobot. Institut Rübel (Zürich) **34**, 83–197.
- BOUSSINGAUT, J. B. 1849: Viajes científicos a los Andes equatoriales. – Paris.
- BOYCE, S. G. 1954: The salt spray community. – Ecol. Monogr. **24**, 21–67.
- BOYSEN-JENSEN, P. 1932: Die Stoffproduktion der Pflanzen. – 108 pp. Jena.
- BOYSEN-JENSEN, P. 1949: Causal Plant Ecology. – Danske Vidensk. Selskab, Biol. Medd. **21**, Nr. 3.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1928: Pflanzensoziologie. Berlin.

- BRAUN-BLANQUET, J. und WALTER, H. 1931: Zur Ökologie der Mediterranpflanzen. – Jb. wiss. Bot. **74**, 697–748.
- BRECKLE, S.-W. 1976: Zur Ökologie und zu den Mineralstoffverhältnissen absalzender und nichtabsalzender Xerohalophyten. – Diss. Bot **35**, 169 pp.
- BRECKLE, S.-W. 1981: The time-scale of salt-accumulation in a desertic hydrotape in north-central Iran. – Beihefte Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Nr. 8. Beiträge zur Umweltgeschichte des Vorderen Orients (hrsg. Frey, W. u. H.-P. Uerpman) pp. 51–60.
- BROCK, T.D. 1978: Thermophilic microorganisms and life at high temperatures. Springer – New York, 465 pp.
- BUDYKO, M. I. 1980: Global Ecology 323 pp. Progress Publishers. Moscow.
- BÜNNING, E. 1947: In den Wäldern Nordsumatras. 187 Seiten. Bonn.
- BURCIK, E. 1950: Über die Beziehungen zwischen Hydratur und Wachstum bei Bakterien und Hefen. – Arch. Mikrobiol. **15**, 203–235.
- BURSCHELL, P. und SCHMALTZ, J., 1965 a: Untersuchungen über die Bedeutung von Unkraut- und Wurzelkonkurrenz für junge Buchen. – Forstwiss. Zbl. **84**, 201–264.
- BURSCHELL, P. und SCHMALTZ, J. 1965 b: Die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung junger Buchen. – Allg. Forst- und Jagdz. **136**, 193–210.
- CANNON, J. R., CORBETT, N. H., HAYDOCK, K. P., TRACKEY, J. G. and WEBB, L. J. 1962: An investigation of the effect of the Dehydroangustione present in the leaf litter of *Backhousia angustifolia* on the germination of *Araucaria cunninghamii* – an experimental approach to a problem in rain-forest ecology. – Austr. J. Bot. **10**, 119–128.
- CAREY, S. W. (ed.) 1968: Continental drift. A symposium, 363 pp. Geol. Dept. Univ. Tasmania, Hobart.
- CARTELLIERI, E. 1940: Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. – Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl. Abt. I, **149**, 95–143.
- CHERNOV, Yu. I. 1975: The natural zonation of animals on land. Moskva, 222 pp. (in Russian).
- CHOUARD, P. 1979: Flowering and morphogenesis in two desert species. In GOODALL et al. Vol. I, pp. 640–641.
- CLAUSEN, J., KECK, D.D. and HIESEY, W.M. 1948: Experimental studies on the nature of species. III. Environmental response of climatic races of *Achillea*. – Carnegie Inst. of Wash. Publ. No. 581.
- CLEMENTS, F.E. 1916: Plant succession. – Carnegie Inst. Washington.
- CLEMENTS, F.E., WEAVER, J.E. and HANSON, H.C. 1929: Plant competition. – Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr. 398.
- CORLISS, J. B. and BALLARD, R. D. 1977: Oases of life in the cold abyss. – Nat. Geogr. Mag. **152**, No. 4, 440–453.
- COUTINHO, L. M. 1964: Untersuchungen über die Lage des Lichtkompensationspunktes einiger Pflanzen zu verschiedenen Tageszeiten mit besonderer Berücksichtigung des «de Saussure-Effektes» bei Sukkulente. Beitr. zur Phytologie (WALTER-Festschr.). S. 101–108. In Arb. d. Landw. Hochschule, Bd. 30, Stuttgart.
- COUTINHO, L. M. 1965: Algumas informações sobre a capacidade ritmica diaria da fixação e acumulação de CO₂ no escuro em epifitas e erbáceas terrestre da mata pluvial. – Bolet. Nr. 294, Fac. Fil. Ciênc. e Letras da Univ. São Paulo Botan. **21**, 397–408.
- COUTINHO, L. M. 1969: Novas observações sobre a ocorrência do «Efeito de de-Saussure» e suas relações com a suculencia, a temperatura folhear e os movimentos estomáticos. – Bol. 331, Fac. Fil., Ciênc. e Letr. da Univ. São Paulo, Botan. **24**, 77–102.
- CZECZOTT, H. 1933: A study on the variability of leaves of beeches: *F. orientalis* LIPSKY, *F. silvatica* L., and intermediate forms, I–II. – Ann. Soc. Dendr. Pologne **5** u. 6.
- DAUVILLIER, A. 1956: Sur la cycle du sal. – Compt. rend. (Paris) **242**, 47–49.
- DAVIS, P. H. and HEYWOOD, V. H. 1964: Principles of Angiosperm Taxonomy. Edinburgh-London.
- DENEKE, H. 1931: Über den Einfluß bewegter Luft auf die Kohlensäureassimilation. – Jb. wiss. Bot. **74**, 1–32.
- DONALD, C. M. 1946: Competition between pasture species, with reference to the hypothesis of harmful root interactions. – J. Comm. Sc. Ind. Res. **19**, 32–37 (Australia).
- DRAUTZ, R. 1935: Über die Wirkung äußerer und innerer Faktoren bei der Kohlensäureassimilation. – Jb. wiss. Bot. **82**, 171–232.
- DUVIGNEAUD, P. et al. 1971: La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Productivité des écosystèmes forestiers. Actes Coll. Bruxelles 1969, UNESCO.
- DUVIGNEAUD, P. (edit.) 1971: Productivité des écosystèmes forestiers. Actes Coll. Bruxelles. UNESCO.
- 1974: La synthèse écologique. 246 pp. Paris.
- DUVIGNEAUD, P. et DENAYER-DE-SMET, S. 1968: Essai de classification chimique (éléments minéraux) des plantes du bassin de l'Ebre. – Bull. Soc. R. Bot. Belg. **101**, 279–291.
- DYLIS, N. V., und UTKIN, A. N. 1968: Experimentelle Methode zur Untersuchung der Natur von Breitlaub-Fichten-Wäldern, Probleme der Botanik X, 141–153. Leningrad (Russisch).
- EDELMANN, G. 1982: Fünfzig Spitzenleistungen der Wetter-Maschine.-Geo-Special Nr.2 (1982) p. 142–143.
- EHLERINGER, J. & O. BJÖRKMAN 1977: Quantum yields for CO₂ – uptake in C₃ and C₄ plants. – Plant Physiol. **59**, 86–90.
- EHRENDORFER, F. 1970: Mediterran-mitteuropäische Florenbeziehungen im Lichte zytotaxonomischer Befunde. – Feddes Repert. **81**, 3–32.
- ELIAS, P., 1978: Shoot biomass of the ruderal plant

- communities at human settlements. – *Acta Bot. Slovaca*, Ser. A/3, 127–130.
- ELLENBERG, H. 1939: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen-Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. – *Mitt. florist.-soziol. Arb.-gem. Niedersachsen* 5, 3–135.
- ELLENBERG, H. 1950: Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 63, 24–31.
- ELLENBERG, H. 1954: Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. – *Vegetatio* 5–6, 199–211.
- ELLENBERG, H. 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Stuttgart: 156 S.
- ELLENBERG, H. 1968: Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke. – *Die Naturwissenschaften* 55, 452–470.
- ELLENBERG, H. (ed.) 1971: Integrated experimental ecology. Methods of ecosystem research in the German Solling project. – *Ecol. Studies* 2, 241 pp.
- ELLENBERG, H. 1975: Vegetationsstufen in perhumiden bis perariden Bereichen der tropischen Anden. – *Phytocoenologia* 2, 368–387.
- ELLENBERG, H. 1977: Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. *Oecol. Plant.* 12, 1–22, 79–85.
- ELLENBERG, H. 1979: Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. Auflage. *Lehrst. f. Geobot., Univ. Göttingen*, 122 pp.
- ELLENBERG, H. 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 3. Aufl. 989 Seiten. Stuttgart.
- EVENARI, M., YAALON, D. H. and GUTTERMAN, Y. 1974: Note on soils with vesicular structure in deserts. *Z. Geomorph. N. F.* 18, 162–172.
- EVENARI, M., SHANAN, L. and TADMOR, N. 1971: The Negev, the Challenge of a Desert. 343 pp. Cambridge, Ma.
- FEDEROV, V. D. und GILMANOV, T. G. 1980: Ökologie, 463 pp. Verlag d. Moskauer Universität (Russisch).
- FIRBAS, F. 1928: Über die Bedeutung des thermischen Verhaltens der Laubstreu für die Frühjahrsvegetation des sommergrünen Laubwaldes. – *Berl. Bot. Zbl.* 44 (II), 179–198.
- FLOHN, H. 1973: Klimazonen und atmosphärische Zirkulation. In: WALTER, H. Die Vegetation der Erde, Bd. I, 3. Aufl. pp. 71–81. Jena-Stuttgart.
- FLOWERS, S. and EVANS, F. R. 1966: The flora and fauna of Great Salt Lake region, Utah. – in H. BOYKO = Salinity and Aridity, pp. 367–393. The Hague.
- FREIJSEN, A. H. J. 1971: Growth-physiology, salt-tolerance and mineral nutrition of *Centaureum littorale* (Turner) Gilmore; adaptations to its oligotrophic and brackish habitat. *Acta Bot. Neerl.* 20, 577–588.
- FRENZEL, B., 1964: Über die offene Vegetation der letzten Eiszeit am Ostrande der Alpen. – *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* 103/104, 110–143.
- FRIDRIKSSON, S. 1975: Surtsey, evolution of life on a volcanic island. 198 pp. Butterworths-London.
- FRIEDMANN, E. I. and GALUN, M. 1974: Desert algae, lichens and fungi. – *Desert Biology*, Vol. II 165–212, New York–London.
- GABRIEL, A. 1957: Zur Oberflächengestaltung der Pfannen in den Trockenräumen Zentralpersiens. – *Mitt. Geogr. Ges. Wien* 146–160.
- GAFF, D. F. 1971: Dessication tolerant flowering plants in Southern Africa. – *Science* 174, 1033–1034.
- GAFF, D. F. 1980: Protoplasmatic tolerance of extrem water stress. In TURNER, N. C. and KRAMER, P. J. (eds): *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, pp. 207–229. Wiley Intersc., New York.
- GALAKTIONOVA, T. F., SOLOVJEVA, A. P. u. STEPANOVA, F. T. 1975: Säsionale Dynamik der Steppenphytozönosen im Sartangal. In: *Bot. Mat. von Jakutien, Jakutsk*, pp. 61–67. (Russisch).
- GALOUX, A. 1966: La variabilité génécologique du hêtre commun (*Fagus silvatica* L.) en Belgique. – *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts, Sér. A. No. 11*.
- GAMS, H. 1927: Von den Follatères zur Dent de Morcles. – *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz* 15, 760 pp.
- GEDROIZ, K. K. 1929: Der absorbierende Bodenkomplex. Dresden und Leipzig.
- GEIGER, M. 1928: Studium zum Gaswechsel einer extremen Schattenpflanze (*Aspidistra*) und zur Methodik der Gaswechselversuche. – *Jb. wiss. Bot.* 67, 635–701.
- GEIGER, R. 1928: Das Klima der bodennahen Luftschicht. – 3. Aufl. 460 pp. Braunschweig.
- GESSNER, F. 1955: Die limnologischen Verhältnisse in den Seen und Flüssen von Venezuela. – *Verh. Intern. Verein f. theor. u. angew. Limnologie* 12, 284–295.
- GESSNER, F. 1956: Der Verlauf der Venezuela-Expedition 1952. – *Ergebnisse deutsch. limnol. Venez. Exped. 1952*, 1, 1–22 (Berlin).
- GOODALL, D. W. and PERRY, R. A. 1979: Arid land ecosystems, Vol. I, Vol. II (1981).
- GORYSHINA, T. K. 1969: Frühjahrsephemeroide der Eichenwälder in der Waldsteppe (ökologische, physiologische und phytozoologische Untersuchungen). 232 Seiten, Leningrad (Russisch).
- GORYSHINA, T. K. 1972a: Veränderung der Entwicklungsgeschwindigkeit von *Scilla sibirica* durch die Temperatur im Vorfrühling als Grund für die Stabilität der Frühjahrsphänologie. – *Ekologia (Akad. Nauk SSSR)* Nr. 5, 93–95.
- GORYSHINA, T. K. 1972b: Vergleichend geographische Übersicht der jahreszeitlichen Photosyntheserhythmik bei Kräutern des Laubwaldes. – *Bot. Ž. (Leningrad)*, 57, 446–456 (Russisch).
- GORYSHINA, T. K. (ed.) 1974: Biologische Produktivität und ihre Faktoren in einem Eichenwald der Waldsteppe. – *Nauch. Ivest. Leningr. Univ.*, No. 367, Ser. Biol. Nauk 53, 216 pp. (Russisch).
- GRAU, D. 1978: The influence of soil pH on the

- efficiency of vesicular-arbuscular mycorrhiza. – *New Phytolog.* **82**, 687–695.
- GRAW, D., MOAWAD, M. und REHM, S. 1979: Untersuchungen zur Wirts- und Wirkungsspezifität der VA-Mykorrhiza. – *Z. Acker- u. Pflanzenbau* **148**, 85–98.
- GRAW, D. und REHM, S. 1977: Vesikulär-arbuskuläre Mycorrhiza in den Fruchträgern von *Arachis hypogaea* L. – *Ztschr. Acker- u. Pflanzenbau* **144**, 75–78.
- GRODZINSKI, A. M. 1965: Die Allelopathie im Leben der Pflanze und ihrer Gemeinschaften. 200 Seiten, Kiew (Russisch).
- GRODZINSKI, A. M. 1968: Dynamik der Kolline und Vegetationsänderung in den Steppen der Ukraine. – *Probleme der Botanik* X, 286–290. Leningrad (Russisch).
- GRÜMMER, G. 1955: Die gegenseitige Beeinflussung Höherer Pflanzen, Allelopathie. Jena.
- HABER, W. 1958: Ökologische Untersuchungen der Bodenatmung. – *Flora*, **146**, 109–157.
- HABER, W. 1959: Vergleichende Untersuchungen der Bodenbakterienzahlen und der Bodenatmung in verschiedenen Pflanzenbeständen. – *Flora* **147**, 1–34.
- HAMILTON, W. J. and SEELY, M. 1976: Fog basking by the Namib Desert *Onymaeris unguicularis* beetle. – *Nature* **262**, 284–285.
- HARDER, R. 1923: Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes beim Gaswechsel der Pflanzen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **41**, 194–198.
- HARMER, P. M., BENNE, E. J., LAUGHLIN, W. M. und KEY, C. 1953: Factors affecting crop response to sodium applied as common salt on Michigan muck soil. – *Soil Science* **76**, 1–17.
- HARPER, J. L. 1967: A Darwinian approach to plant ecology. – *J. Ecol.* **55**, 247–270.
- HARRIS, J. A. 1932: The physico-chemical properties of plant saps in relation to phytogeography. Minneapolis.
- HARTESVELDT, R. J., and HARVEY, H. T. 1967: The fire ecology of *Sequoia* regeneration. – *Tall Timbers Fire Ecol. Confer. Proceed.* Nr. 7, 65–78.
- HARVEY, G. W. 1980: Photosynthetic performance of isolated leaf cells from sun and shade plants. *Carnegie Inst. (Stanford Cal.) Annual Report (Plant Biol.)* for 1979–1980, pp. 160–164.
- HEDENSTRÖM, H. E. von und BRECKLE, S.-W. 1974: Obligate halophytes? A test with tissue culture methods. – *Z. Pflanzenphysiol.* **74**, 183–185.
- HEINTZELLER, I. 1939: Das Wachstum der Schimmelpilze in Abhängigkeit von den Hydraturverhältnissen unter verschiedenen Außenbedingungen. – *Arch. Mikrobiol.* **10**, 92–132.
- HEMMING, C. F. 1965: Vegetation areas in Somaliland. – *J. Ecol.* **53**, 57–67.
- HENNING, I. und HENNING, D., 1976: Die klimatologische Trockengrenze. – *Meteor. Rdsch.* **29**, 142–151.
- HENNING, I. und HENNING, D. 1977: Klimatologische Wasserbilanz von Nordamerika. *Arch. Met. Geoph. Biokl. Ser. B.* **25**, 51–66.
- HENNING, I. und HENNING, D. 1977a: Dasselbst, 117–125.
- HESLOP-HARRISON, J. 1964: Forty years of genecology. – *Advanc. Ecol. Res.* **2**, 159–247.
- HILLEL, D. and TADMOR, N. 1962: Water regime and tion in the Central Negev Highlands of Israel. – *Ecology* **43**, 33–41.
- HODGE, C. A. H. 1962: Vegetation stripes in Somaliland. – *J. Ecol.* **50**, 465–474.
- HOFFMANN, C. 1949: Über die Durchlässigkeit dünner Sandschichten für Licht. – *Planta* **37**, 48–56.
- HOUEIROU, H.-N. le 1959: *Ecologie, phytosociologie et productivité de l'olivier en Tunisie méridionale.* – *Bull. Service Carte phytogéogr., Sér. B, Tome IV*, Fasc. 1, 7.72.
- HUBER, B. 1952: Der Einfluß der Vegetation auf die Schwankungen des CO₂-Gehalts der Atmosphäre. – *Arch. Meteorol., Geophys. u. Bioklim.* **4**, 154–163.
- HUBER, B. und POMMER, J. 1954: Zur Frage eines jahreszeitlichen Ganges im CO₂-Gehalt der Atmosphäre. – *Angew. Bot.* **28**, 53–62.
- HUBER, O. 1976: Pflanzenökologische Untersuchungen im Gebirgsnebelwald von Rancho Grande (Venezolanische Küstenkordillere). Diss. Innsbruck, 127 pp.
- HUBER, O. 1978: Light compensation point of vascular plants of a tropical cloud forest and an ecological interpretation. *Photosynthetica* **12**, 382–390.
- HUBER, O. 1980: Die Felsvegetation am oberen Orinoco in Südvenezuela. – in «*Blumenparadiese*» p. 200–203 (hrsg. H. REISIGL); Pinguin/Innsbruck.
- ILLIES, J. 1971: Einführung in die Tiergeographie. UTB, 291 pp.
- IRMSCHER, E. 1922: Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente I. – *Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg* **5**, 17–235.
- IRMSCHER, E. 1929: Dasselbe Teil II, **8**, 169–374.
- IWAKI, H. 1959: Ecological studies in interspecific competition in plant community I. – *Jap. J. Bot* **17**, 120–138.
- JAGNOW, G. 1957: Streptomyceten. – *Arch. f. Mikrobiologie* **26**, 175–191.
- JAHN, A. 1934: Las temperaturas medias y extremas de las zonas altitudinales de Venezuela. – *Bol. de la Soc. Venez. Ciencias Naturales*, Nr. 14.
- JERUSALIMOV, E. N. 1980: Kompensierende Vorgänge bei Forstschäden durch blattfressende Insekten. In SOKOLOV, V. E. (Hg.) pp. 74–87 (Russisch).
- JORDAN, C. F. et HERERA, R. 1981: Les forêts ombrophiles tropicales: les éléments nutritifs sont-ils réellement un facteur critique? – *Nature et Ressources (UNESCO)* **17**, 8–15.
- KABEN, H. 1959: Die Schwankungen der CO₂-Assimilation von *Lamium galeobdolon* (L.) CRANTZ im Laufe eines Jahres. – *Biol. Zbl.* **78**, 213–231.
- KARPOV, V. G. 1961: Über den Einfluß der Baumwurzelskonkurrenz auf die Assimilationstätigkeit der

- Krautschicht in Fichtenwäldern. – Doklady Akad. Nauk, **140**, 1205–1208 (Russisch).
- KARPOV, V. G. 1962: Einige Fragen der Phytozoölogie von Fichtenwäldern in experimenteller Sicht. Akad. Nauk, Isvest. Labor. Lesh. Inst. Nr. 6, 35–61 Moskva (Russisch).
- KARPOV, V. G. 1962: Versuche der Ausnutzung von ^{32}P zur Untersuchung der Wurzelkonkurrenz der Bäume und des Unterwuchses in den südlichen Taigawäldern. – Doklady Akad. Nauk. **146**, 717–720 (Russisch).
- KARPOV, V. G. 1962: Einige Ergebnisse der experimentellen Untersuchung der Zusammensetzung und des Aufbaues der unteren Schichten der heidelbeerreichen Fichtenwälder. – Problemy Botaniki **6**, 258–276, Leningrad-Moskva (Russisch).
- KARPOV, V. G. 1969: Experimentelle Phytozoölogie der Dunkelnadelholz-Taiga. 335 pp. Leningrad (Russisch).
- KARPOV, V. G. 1969: Verschiedene Richtungen und einige Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen von Phytozönosen der Dunkelnadelholz-Taiga. Symposium: Experimentelle Pflanzensoziologie 1965. p. 181–190. Den Haag.
- KATZ, J. R. 1918: Die Gesetze der Quellung. Kolloidch. Beih. **9**, 1–182.
- KEARNEY, T. H., BRIGGS, L. J., SHANTZ, H. L., McLANE, J. W. and PIEMEISEL, R. L. 1914: Indicator significance of vegetation in Tooele Valley, Utah. J. Agric. Res. **1**, 365–417.
- KELLER, B. 1926: Die Vegetation auf Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten, Z. f. Bot. **18**, 113–137.
- KERNER VON MARILAU: Pflanzenleben, Bd. 2, S. 489–507, 1891.
- KILLIAN, CH. et FEHER, D. 1935: Recherches sur les phénomènes microbiologiques des sols sahariens. – Ann. Inst. Pasteur **55**, 573.
- KILLICK, D. J. B. 1963: An account of the plant ecology of the Cathedral Peak area of Natal Drakensberg. – Bot. Surv. S-Africa, Nr. 34, Pretoria.
- KINZEL, H. 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel, 534 pp. Ulmer – Stuttgart.
- KLUGE, M. LANGE, O. L., EICHMANN, M. v. und SCHMID, R. 1973: Diurnaler Säurerhythmus bei *Tillandsia usneoides*. – Planta (Berlin) **112**, 357–372.
- KLUGE, M. and TING, I. P. 1978: Crassulacean acid metabolism. – Ecol. Studies **30**, 209 pp.
- KNAPP, R.: Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. 2. Aufl. 266 Seiten, Stuttgart 1967.
- KOBAK, N. I. 1964: Probleme der Ökologie und Physiologie der Waldpflanzen, **2**, 61–98 (Russisch).
- KOCH, C. 1961: Some aspects of abundant life in the vegetationless sand of the Namib Desert. – Sci. Paper Namib Desert Res. Stat. **1**, 8–92.
- KÖPPEN, W. und WEGENER, A. 1924: Die Klimate der geologischen Vorzeit, 266 pp., Berlin.
- KOHLER, M. A., NORDENSON, P. J. and BAKER, D. R., 1959: Evaporation maps for the United States. Weather Bureau, Techn. Paper No. 37, Wash. D. C.
- KOMAREK, E. V. 1966: The meteorological basis for fire ecology. Tall Timber Fire Ecol. Proceed. No. 5, 85–125. Tallahassee.
- KOMAREK, E. V. 1967: The nature of lightning fire ecology. Tall Timber Fire Ecol. Proceed. No. 5, 85–125. Tallahassee.
- KOMAREK, E. V. 1971: Lightning and fire. Ecology in Africa. – Ann. Proc. Tall Timber Fire Ecology, Conf. No. 11, pp. 473–516. Tallahassee.
- KOMAREK, E. V. 1973: Ancient fires. Dass. No. 12, pp. 219–240. Tallahassee.
- KORNAS, J. 1977: Life-forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia. – Acta Sol. Bot. Polen **46**, 669–690.
- KORTE, F. 1980: Ökologische Chemie, 212 pp. Thieme/Stuttgart.
- KOSTYTSCHEW, S., KUDRIAVZEWA, M., MOISSEJEWA, W. und SMIRNOWA, M. (1926): Der tägliche Verlauf der Photosynthese bei Landpflanzen. – Planta **1**, 679–699.
- KOVDA, W. A. 1939: Solonezböden. Böden d. UdSSR. Bd. 1, 299–348 (Russisch).
- KRAUKLIS, A. A. 1975: Lokale geographische Struktur der Taiga im Angara-Gebiet. – Berichte Geogr. Inst. Sibir. u. Fern. Osten (Irkutsk) **41**, 3–16 (Russisch).
- KRAUSE, H. 1978: Das Mammut in Eis und Schnee? 110 p. Selbstverl. Stuttgart.
- KREBB, K. 1964: Ökologische Grundlagen der Bewässerungskulturen in den Subtropen. Stuttgart 149 S.
- KREBB, K. 1974: Pflanzen an Salzstandorten. Naturwiss. **61**, 337–343.
- KRINSLEY, D. B. 1970: A geomorphological and palaeoclimatological study of the playas of Iran. University of Maryland, Ph. D. 486 pp.
- KÜHNELT, W. 1975: Beiträge zur Kenntnis der Nahrungsketten in der Namib (Südwestafrika). – Verh. Ges. f. Ökologie, Wien, pp. 197–210.
- KUROIWA, S. 1960: Intraspecific competition in artificial sunflower community. – Bot. Mag. Tokyo **73**, 300–309.
- KUZNETSOV, G. V. 1980: Die Rolle der Huftiere in Waldökosystemen. In SOKOLOV, V. E. (Hg.) pp. 88–110 (Russisch).
- KVASOV, D. D. 1977: Increase of climate moisture during the Pleistocene-Holocene transition as a cause of mammoth extinction-Proceed. Zool. Inst., Acad. Science USSR Vol. **73**, 71–77 (Russisch).
- LAMBERTI, A. 1969: Contribuição ao conhecimento da ecologie das plantas do manguezal de Itanhaém. Facult. Filos., Ciênc. e Letr., Univ. São Paulo, Bul. No. 317, Botan. No. 23, 217 pp.
- LANGE, O. L. 1965: Der CO_2 -Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. – Planta **64**, 1–19.
- LANGE, O. L. 1980: Water relations and photosynthetic response of a desert moss. – Flora **169**, 329–335.
- LANGE, O. L., KOCH, W. und SCHULZE, E. D. 1969: CO_2 -Gaswechsel und Wasserhaushalt von Pflan-

- zen in der Negev-Wüste am Ende der Trockenzeit. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **82**, 39–61.
- LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., and ZIEGLER (eds.) 1981: Physiological Plant Ecology I (in Encyclopedia of Plant Physiology, new Series), 625 pp., Dasselbst: II 1982, 747 pp. Springer/Berlin-Heidelberg-New York.
- LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D. und KOCH, W. 1970: Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. – Flora **159**, 38–62.
- LANGE, O. L. and ZUBER, M., 1977: *Freria indica*, a stem succulent CAM plant with deciduous C₃-leaves. – Oecologia (Berl.) **31**, 67–72.
- LANGE, O. L. und ZUBER, M., 1980: Temperaturabhängigkeiten des CO₂-Gaswechsels stammsukkulenter Asclepiadaceen mit Säurestoffwechsel. – Flora **179**, 529–553.
- LANGLET, O. 1936: Studien über die physiologische Variabilität der Kiefer und deren Zusammenhang mit dem Klima. – Medd. Skogsförsökansst (Stockholm) **29**, 219–470.
- LARCHER, W. 1980: Untersuchungen zur Frostresistenz von Palmen. Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl. **117**, 37–48.
- LARCHER, W. 1982: Frost-drought and its ecological significance. pp. 379–400. In LANGE et al. 1982.
- LASSER, T., VARESCHI, V. 1959: La vegetacion del Lago de Asfalto de Guanaco. – Acta Biol. Venez. (Caracas) **2**, 407–452.
- LASTSCHINSKI, N. N. 1968: Einfluß der Baumwurzelkonkurrenz auf die Struktur der Kraut-, Zwergstrauch- und Moosschicht in den dunklen Nadelwäldern des unteren Angara-Gebiets. – Probleme der Botanik X, 154–161. Leningrad (Russisch).
- LATTIN, G. de 1967: Grundriß der Zoogeographie. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 602 pp.
- LAUER, W. 1975: Vom Wesen der Tropen. Akad. Wiss. Mainz, Abh. Math.-Naturw. Kl., Jg. 1975, Nr. 3, 52 pp.
- LAVRENKO, E. M. et SOCZAVA, V. B. 1956: Descriptio Vegetationes URSS ad Tabulam m. 1:4 000 000 annotationes (Russisch).
- LAWRENCE W. E. 1945: Some ecotypic relations of *Deschampsia caespitosa*. – Amer. J. Bot. **32**, 298–314.
- LEISTNER, O. A. 1961: Zur Verbreitung und Ökologie der Bäume der Kalaharidünen. – J. SWA-Wiss. Ges. **15**, 35–40.
- LEISTNER, O. A. 1964: The plant ecology of the Southern Kalahari. Dissert. Stellenbosch 1964.
- LIETH, H. 1958: Konkurrenz und Zuwanderung von Wiesenpflanzen. – Zschr. f. Acker- u. Pflanzenbau **106**, 205–223.
- LIETH, H. 1960: Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen I und II. – Planta (Berl.) **54**, 530–576.
- LIETH, H. und VOGT, M. 1959: Der Lichtkompensationspunkt einiger Waldschattenpflanzen im Sommer und Frühjahr. – IX. Int. Bot. Congr. Montreal.
- LINDEMAN, G. V. 1980: Holzfressende Insekten in Waldgemeinschaften. In SOKOLOV, V. E. (Hg.), pp. 63–73 (Russisch).
- LIPSHCHITZ, N. and WASEL, Y. 1982: Adaptations of plants to saline environments: salt excretion and glandular structure. In SEN, D. N. (ed.): Contributions to the Ecology of Halophytes. T:VS 2 Junk/Den Haag 197–214.
- LIVINGSTON, B. E., 1907: Relative transpiration in cacti – Plant World **10**, 110.
- LOZHKIN, A. V., 1977: Condition of habitat of Berelek mammoth population. – Proceedings of the Zoological Institute of the USSR, Vol. **72**, pp. 67–68 (Russisch).
- LÜDI, W. 1945: Besiedlung und Vegetationsentwicklung auf den jungen Seitenmoränen des großen Aletschgletschers. – Ber. Geobot. Forsch. Inst. Rübel, Zürich 1944: 35–112.
- LUNDEGÅRDH, H. 1921: Ecological studies in the assimilation of certain forest plants and shore plants. – Svenski. Bot. Tidskr. **15**, 46 ff.
- LUNDEGÅRDH, H. 1924: Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur, 308 pp. Jena.
- LUNDEGÅRDH, H. 1925: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf die Pflanzenwelt, 5. Aufl. 1957, 584 pp. Jena.
- MÄGDEFRAU, K. 1968: Paläobiologie der Pflanzen, 4. Aufl. 549 pp., Stuttgart.
- MAIWALD, K. 1930: Nährstoffaufnahme und Stoffzeugung beim Buchweizen (*Fagopyrum esculentum*). – Z. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenk. **17**, 12–42.
- MARGRAF, J. 1981: Zur Ökologie temporärer Gewässer Sardiniens. Diplomarbeit (Zoologie). Univ. Hohenheim (unveröff.).
- MARRERO, L. 1964: Venezuela y sus recursos. 700 pp. Madrid.
- MARTIN, P. 1957: Die Abgabe von organischen Verbindungen, insbesondere von Scopoletin aus den Keimwurzeln des Hafers. – Z. Bot. **45**, 475–506.
- MAYER, H., NEUMANN, M. und SOMMER, H.-G. 1980: Bestandsaufbau und Verjüngungsdynamik unter dem Einfluß natürlicher Wilddichten im kroatischen Urwaldreservat Corkova Uvala/Plitvicer Seen. – Schweiz. Zeitschr. f. Forstwirtschaft. **131**, 45–70.
- MAYER, H. und TICHY, K. 1979: Das Eichen-Naturschutzgebiet Johannser Kogel im Lainzer Tiergarten, Wienerwald. – Centralbl. f. d. Gesamte Forstwesen **96**, 193–226.
- MEDINA, E. 1974: Dark CO₂ fixation, habitat preference and evolution within the Bromeliaceae. – Evolution **28**, 677–686.
- MEDVECKA-KORNAS, A. 1967: Ecosystem studies in a beech forest and meadow in Ojców National Park. Kraków (polnisch).
- MEYER, F. H. 1974: Physiology of mycorrhiza. – Ann. Rev. Plant Physiol. **25**, 567–586.

- MIGAHID, A. M., ABDELWAHAB, A. M. and BATANOUNY, K. H. 1972: VII Water relations of *Leptadenia pyrotechnica* (Forsk.) Dence growing in the Egyptian desert. – *Oecologia* (Berl.) **10**, 79–91.
- MOAWAD, M. 1979: Nutzung der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza im tropischen Pflanzenbau. – *Angew. Bot.* **53**, 99–109.
- MONOD, Th. 1954: Modes «contractés» et «diffus» de la végétation saharienne. – *Biology of deserts*, 35–44, London.
- MONSI, M. 1960: Dry-matter production in plants. 1. Schemata of dry-matter reproduction. – *Bot. Mag.* (Tokyo) **73**, 81–90.
- MOULOPOULOS, CH. 1965: The beech species and their distribution in Greece. Thessaloniki.
- MOUNT, A. B. 1969: Eucalypt ecology as related to fire. – *Tall Timbers Fire Ecol. Conf.* Nr. **9**, 75–108.
- MÜLLER, D. 1928: Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. – *Planta* **6**, 22–39.
- MÜLLER, D. 1932: Analyse der verminderten Stoffproduktion bei Stickstoffmangel. – *Planta* **16**, 1–9.
- MÜLLER, D. und LARSEN, P. 1935: Analyse der Stoffproduktion bei Stickstoff- und Kalkmangel. – *Planta* **23**, 501–517.
- MUELLER-DOMBOIS, D. 1981: Spatial variation and succession in tropical island rain forests: A progress report. Dep. of Botany, Univ. Hawaii, Honolulu, 93 pp.
- MULLER, C. H. and MORAL, R. del 1966: Soil toxicity induced by terpenes from *Salvia leucophylla*. – *Bull. Torrey Club* **93**, 130–137.
- NORDHAUSEN, M. 1912: Über Sonnen- und Schattenblätter. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **30**, 483–503.
- NOVICHKOVA-IVANOVA, L. N., 1980: Die Bodenalgeln des Sahara-Gobischen Wüstengebietes. 255 pp, Nauka-Moskwa (Russisch).
- NUERNBERGK, E. L. 1960, 1961: Endogener Rhythmus und CO₂-Stoffwechsel bei Pflanzen mit diurnalem Säurerhythmus. – *Planta* **54**, 530–576 und **56**, 28–70.
- OERTLI, J. J. and KOHL, H. C. 1961: Some considerations about the tolerance of various plant species to excessive supplies of boron. *Soil Sci.* **92**: 243–247.
- OPPENHEIMER, H. and HALEVY, A. H. 1962: Anabiosis in *Ceterach officinarum* Lam. et D. – *Bull. Res. Council. Israel*, **D. 11**, 127–142.
- ORLENKO, E. G. 1955: Über die Wechselbeziehungen der Eiche in dichten Kulturen. – *Doklady Akad. Nauk SSSR* **102**, 841–844 (Russisch).
- ORSCHAN, G. 1953: Note in the application of Raunkiaer's system of life forms in arid regions. – *Pal. J. Bot.*, Jerusalem, Ser. **6**, pp. 120–122.
- ORSCHAN, G. 1954: Surface reduction and its significance as a hydroecological factor. – *J. Ecol.* **42**, 442–444.
- OSMOND, C. B., BJÖRKMAN, O. and ANDERSON, D. J. 1980: Physiological Processes in Plant Ecology – towards a synthesis with Atriplex. – *Ecol. Studies* **36**, 468 pp. Springer/Berlin.
- PACZOSKI, J. 1928: La flore de la forêt de Bialowieża. V-me Excurs. Phytogeogr. Intern., 87 ps. Varsovie.
- PAVLETIĆ, Z. und LIETH, H. 1958: Der Lichtkompensationspunkt einiger immergrüner Pflanzen im Winter und im Frühjahr. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **69**, 309–314.
- PEMADASSA, M. A. 1981: Cyclic change and pattern in an *Arthrocnemum* community in Sri Lanka. – *J. Ecol.* **69**, 565–574.
- PENCK, A. 1910: Versuch einer Klimaklassifikation auf physio-geographischer Grundlage. – *Sitz. Ber. Kgl. Preuß. Akad. Wiss.* **12**, 236–246.
- PHILLIPS, J. 1965: Fire – as master and servant: Its influence in the bioclimatic regions of Trans-Saharan Africa. – *Tall Timbers Fire Ecol. Confer.*, Proceed. No. **4**, 7–109.
- PISEK, A. und REHNER, G. 1958: Temperaturminima der Nettoassimilation von mediterranen und nordisch-alpinen Immergrünen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **71**, 188–193.
- PISEK, A. und WINKLER, E. 1956: Wassersättigung, Spaltenbewegung und Photosynthese. – *Protoplasma* **46**, 597–611.
- PISEK, A. und WINKLER, E. 1958: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedenen Höhenlagen und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. – *Planta* **51**, 518–543.
- PRUSINKIEWICZ, Z. 1959: Investigations on the limit of the biological utility of soil water. – *Poznański Towarz. Przyjaciół Nauk* **5** (H. 6) (Polnisch).
- RACHKOWSKAYA, E. I. 1977: Extremaride Wüstentypen der Transaltai-Gobi: Problemy Ekologii, Geobotaniki i Botanicheskoy Geografii i Floristiki, pp. 99–124 (Leningrad) (Russisch).
- RADEMACHER, B. 1959: Gegenseitige Beeinflussung Höherer Pflanzen. – *Hdb. d. Pflanzenphys.* **II**, 655–706.
- RANWELL, D. S. 1972: Ecology of salt marshes and sand dunes. – *Chapmann & Hall/London* 258 pp.
- RAUH, W. 1973: Über die Zonierung und Differenzierung der Vegetation Madagaskars. – *Akad. d. Wiss. Mainz, Klasse Trop. u. Subtrop. Pflw.* **1**, 1–146.
- REMMERT, H. 1978: Ökologie, 269 pp. Springer-Berlin, Heidelberg, New York.
- REPP, G. 1939: Ökologische Untersuchungen im Halophytengebiet am Neusiedler See. – *Jb. wiss. Bot.* **88**, 554–632.
- RIED, A. 1960: Thallusbau und Assimilathaushalt von Laub- und Krustenflechten. – *Biol. Zbl.* **79**, 129–151.
- RISSE, P. and COTTAM, G., 1968: Carbohydrate cycle in the bulbs of some spring ephemerals. – *Bull. Torrey Bot. Club* **95**, (4), 359–369.
- RÖHL, E. 1952: Climatografía de Venezuela. – *Bol. Acad. Cienc. Fisic., Matem. y Natur.* No. **46**, Caracas.
- ROMELL, L.-G. 1922: Die Bodenventilation als ökologischer Faktor. – *Medd. Stat. Skogsförsöksanst.* **19**, 125–139.

- ROMELL, L.-G. 1932: Mull and duff as biotic equilibria. – *Soil Sci.*, **34**, 161–188.
- ROMOSE, V. 1940: Ökologische Untersuchungen über *Homalothecium sericeum*, seine Wachstumsperiode und seine Stoffproduktion. – *Danske bot. Arkiv* **10**, Nr. 4, Copenhagen.
- ROUSCHAL, E. 1939: Eine physiologische Studie an *Ceterach officinarum* Willd. – *Flora* **132**, 305–318.
- ROZEMA, J. 1975: An eco-physiological investigation into the salt tolerance of *Glaux maritima* L. – *Acta Bot. Neerl.* **24**, 409–416.
- ROZEMA, J. 1976: An ecophysiological study on the response to salt of four halophytic and glycophytic *Juncus* species. – *Flora* **165**, 197–209.
- ROZEMA, J. 1978: On the ecology of some halophytes from a beach plain in the Netherlands. – Diss. Amsterdam 191 pp.
- RUHLAND, W. 1915: Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. *Jb. wiss. Bot.* **55**, 409–498.
- RUNDEL, P. W. 1981: Fire as an ecological factor. – in LANGE et al. *Physiological Plant Ecology* pp. 501–538.
- SABUROV, D. N. 1972: Die Wälder der Pinega. 173 pp. Akad. Nauk, Leningrad (Russisch).
- SCHAARSCHMIDT, F. 1974: Mosellophyton hefteri n.g.n.sp. (Psilophyta), ein sukkulenter Halophyt aus dem Unterdevon von Alken an der Mosel. – *Paläont. Z.* **48**, 188–204.
- SCHARLAU, K. 1958: Zum Problem der Pluvialzeiten in Nordost-Iran. – *Ztschr. Geomorph.* **2**; 258–277.
- SCHIRMER, U. and BRECKLE, S.-W. 1982: The role of bladders for salt removal in some *Chenopodiaceae* (mainly *Atriplex* species) in SEN, D. N. (ed.) *Contributions to the Ecology of Halophytes*. T: VS 2, Junk/Den Haag p.
- SCHNELL, R. 1963: Sur une structure anormale de *Casuarina equisetifolia* L. et la question des halomorphose. *Bull. de l'I. F. A. N.*, Sér. A. No. 2, 301–306.
- SCHNETTER, R. 1968: Die Vegetation des Cerro San Fernando im Trockengebiet bei Santa Marta, Kolumbien. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **81**, 289–302.
- SCHNETTER, R. 1970: Untersuchungen zum Standortsklima im Trockengebiet von Santa Marta, Kolumbien. – *Mitt. Inst. Colombo-Aleman Invest. Cient.* **4**, 45–75.
- SCHNETTER, R. 1971: Untersuchungen zum Wärme- und Wasserhaushalt ausgewählter Pflanzenarten des Trockengebiets von Santa Marta (Kolumbien). – *Beitr. Biol. Pflanzen* **47**, 155–213.
- SCHOLANDER, P. F. 1966: Sap concentration in halophytes and some other plants. – *Plant physiol.* **41**, 529–532.
- SCHOLANDER, P. F. 1968: How mangroves desalinate seawater. – *Physiol. Plant.* **21**, 251–261.
- SCHÖNBORN, A. von 1965: Die Atmung der Samen. *Allg. Forstzeitschr.* **1/12**, 16–20.
- SCHRÖDER, J. 1938: Über natürliche und künstliche Änderung des Interzellularvolumens bei Laubblättern. – *Beitr.-Biol. Pfl.* **25**, 75–124.
- SCHULZE, E.-D. 1982: Plant life forms and their carbon, water and nutrient relations, pp. 615–676 in: LANGE et al. 1982.
- SEELY, M. K. 1978: The Namib Desert: an unusual ecosystem. – *J. of Arid Environment* **1**, 117–128.
- SEELY, M. K. and HAMILTON, W. J. 1977: The catchment sand trenches constructed by Tenebrionid beetles *Lepidochora* from Namib Desert. – *Science* **193**, No. 4252.
- SEELY, M. K. and LOUW, G. N. 1980: First approximation of the effects of rainfall in the ecology and energetics of Namib Desert dune ecosystem. – *J. of Arid Environment* **3**, 25–54.
- SHILO, M. A. 1978: Der Mammutfund am Bach Kirgiljach im Mogadan-Gebiet. *Priroda*, 18–20 (Russisch).
- SHREVE, E. B. 1915: An investigation in the causes of autonomic movements in succulent plants. – *Plant World* **18**, 297 a–321.
- SIEVERDING, E. 1979: Einfluß der Bodenfeuchte auf die Effektivität der VA-Mykorrhiza. – *Angew. Bot.* **53**, 91–98.
- SIMONIS, W. 1941: Über den Einfluß des Bodenwassergehalts auf die CO₂-Assimilation und den Ertrag der Einjährigen. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **59**, 52–62.
- SIMONIS, W. 1947: CO₂-Assimilation und Stoffproduktion trocken gezogener Pflanzen. – *Planta* **35**, 188–224.
- SKRJABIN, S. Z. und KONOROVSKI, A. K. 1975: zitiert nach YURTSEV 1981, (Russisch).
- SLAVIKOVA, J. 1958: Einfluß der Buche (*Fagus sylvatica*) als Edifikator auf die Entwicklung der Krautschicht in Buchenphytozönosen. *Preslia (Praha)* **30**, 19–42.
- SLAVIKOVA, J. 1965: Die maximale Wurzelsaugkraft als ökologischer Faktor. *Preslia (Praha)* **37**, 419–428.
- SLAVIKOVA, J. 1966: Wechselbeziehungen der Wurzelsaugkraft bei einigen Komponenten der Eschenphytozönosen. *Preslia (Praha)* **38**, 15–22.
- SMITH, J.: Distribution of tree species in the Sudan in relation to rainfall and soil texture. Khartoum 1949.
- SMITH, M. K. and McCOMB, J. A. 1981: Effect of NaCl on the growth of whole plants and their corresponding callus cultures. – *Aust. J. Plant Physiol.* **8**, 267–275.
- SNOW, D. 1949: Keimung der Pilzsporen nach 2 Jahren bei 62–66% hy. – *Ann. apl. Biol.* **36**, 1.
- SOKOLOV, V. E. (Hg.) 1980: Phytophagen in Pflanzengemeinschaften, 163 pp. Nauka-Moskva (Russisch).
- SPECHT, R. L. 1957 und 1958: Dark Island Heath (Ninety-mile-plain), South Australia, I–VI. – *Austral. J. Bot.* **5**, 52–114 und 137–172 und **6**, 59–88.
- SPOEHR, H. A. 1913: Photochemische Vorgänge bei der diurnalen Entsäuerung der Sukkulenten. *Biochemische Ztschr.* **57**, 95 ff.

- STÄLFELT, M. G. 1924: Untersuchungen zur Ökologie der Kohlensäureassimilation der Nadelbäume. – Medd. Stat. Skogsforsökanst. H. 21, 181–258.
- STÄLFELT, M. G. 1935: Die Spaltöffnungswerte als Assimilationsfaktor. – *Planta* 23, 715–759.
- STÄLFELT, M. G. 1938: Der Gasaustausch der Moose. – *Planta* 27, 30–60.
- STEINER, M. 1934: Zur Ökologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika. – *Jb. wiss. Bot.* 81: 94–202.
- STELZER, R. and LÄUCHLI, A. 1978: Salt- and flooding tolerance of *Puccinellia peisonis*. III. Distribution and localization of ions in the plant. – *Z. Pflanzenphysiol.* 88, 437–448.
- STEYERMARK, J. A. 1967: Flora del Auyantepui. – *Acta Bot. Venez.* 2.
- STEYERMARK, J. A. and DUNSTERVILLE, G. C. K. 1980: The lowland floral element on the summit of Cerro Guaiquima and others cerros of the Guayana highland of Venezuela. *J. of Biogeography* 7, 285–303.
- STOCKER, O. 1928: Das Halophytenproblem. – *Ergeb. Biol.* 3, 265–353.
- STOCKER, O. 1931: Über die Assimilationsbedingungen im tropischen Regenwald. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 49, 267–273.
- STOCKER, O. 1937: Über die Beziehung zwischen Wasser- und Assimilationshaushalt. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 55, 370–376.
- STOCKER, O. 1954: Der Wasser- und Assimilationshaushalt südalgerischer Wüstenpflanzen. – *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 67, 288–298.
- STUDT, W. 1926: Die heutige und frühere Verbreitung der Coniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. – *Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg* 6, 168–307.
- SUKATCHEV, V. N. und DYLLIS, N. V. 1964: Grundlagen der Waldtypologie und Biogeozönologie. 418 pp. Leningrad (Russisch).
- SULLIVAN, C. Y. and LEVITT, J. 1959: Drought tolerance and avoidance in two species of oaks. – *Physiol. Plant* 12, 299–305.
- SVESHNIKOVA, W. M. (1962): Über einige öko-physiologische Besonderheiten der dominanten Stipa-Arten in den Steppengesellschaften. *Problemy Botaniki* 6, 388–398 (Russisch).
- TADMOR, N. H. SHANAN, L. and EVENARI, M. 1960, 1961: The ancient desert agriculture of the Negev. VI and VII. *Israel. J. Agr. Res.* 10, 193–206 und 11, 9–31.
- TALSMA, T. and LELIJ, A. van der 1972: Water balance estimates of evaporation from ponded rice-fields in semiarid regions. – *Agric. Water Managem.* 1, 89–97.
- TAMM, C. O. 1950: Growth and plant nutrient concentration in *Hylocomium proliferum* (L.) LINDB. in relation to tree canopy. – *Oikos* 2, 60–64.
- TEAKLE, J. H. 1937: The salt (sodium chlorid) content of rain water. – *J. Dep. Agric. West Australia* 14, 115–133.
- THENIUS, E. 1977: Meere und Länder im Wechsel der Zeiten, Verständl. Wiss. Bd. 114, 200 pp.
- TISCHLER, W. 1976: Einführung in die Ökologie, 307 pp. Stuttgart.
- TITLJANOWA, A. A. 1977: Biologischer Kreislauf des Kohlenstoffs bei krautigen Biozönosen. 219 pp. Nauka, Novosibirsk (Russisch).
- TOMIRDIARO, S. V., 1977: Changes of the physical and geographical conditions on the plains of the north-eastern Asia during the Pleistocene-Holocene transition as the main cause of the extinction of the mammoth complex theriofauna. *Proceed. Ecolog. Inst. Acad. USSR Vol. 73*, pp. 64–71 (Russisch).
- TRANQUILLINI, W. 1955: Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation von *Pinus cembra*-Jungwuchs an einem hochalpinen Standort. – *Planta* 46, 154–178.
- TROLL, C. 1973: The upper timberlines in different climate zones. – *Arctic and Alpine Research* 5, A 3–A 18.
- TUMANOV, J. J. 1979: Physiologie der Abhärtung und Frostresistenz der Pflanzen. Nauka, Moskva 350 pp. (Russisch).
- TURESSON, G. 1926: Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. *Beih. Rep. spec. nov. regni veg.* 41 und Arbeiten in *Hereditas* 3, 4, 6, 7, 14 und 15, 1922–1931.
- VARESCHI, V. 1980a: Tafelberge: Floreninseln Venezuelas. *Blumenparadiese* (Hgb. H. REISIGL), Seite 198–199, Pinguin-Verlag, Innsbruck.
- VARESCHI, V. 1980b: Vegetationsökologie der Tropen. 294 pp. Stuttgart.
- VELICHKO, A. A. 1973: Natural processes in Pleistocene. – IX Kongr. INQUA, Novaya Zelandia Nauka, Moskva 256 (Russisch).
- VERESTSHAGIN, N. K. 1977: Berelekh «cemetary» of mammothes. – *Proceedings of the zoological Institute, Academy of Science of the USSR. Vol. 72*, pp. 5–50 (Russisch).
- VERESTSHAGIN, N. K. u. DUBROVO, I. A. 1978: Paläontologische Beschreibung des Fundes. *Priroda*, Nr. 1, Seite 21 (Russisch).
- VILA, P. 1960: Geografia de Venezuela, tomo I. Ministerio de Educacion, Caracas.
- 1965: dto. tomo II.
- VOGEL, S. 1955: «Niedere Fensterpflanzen» in der südafrikanischen Wüste. *Beitr. Biol. Pfl.* 31, 45–135.
- VOGEL, R. 1967: Fire adaptations of some Southern California plants. *Tall Timbers Fire Ecol. Confer., Proceed No. 7*, 79–109. Tallahassee.
- VOLK, O. H. und GEYGER, E. 1970: Schaumböden als Ursache der Vegetationslosigkeit in ariden Gebieten. *Z. Geomorph. N. F.* 14, 79–95.
- WAGNER, W. E. 1961: Past fire incidents in Sierra Nevada forests. *J. Forestry* 59 (10), 739–748.
- WALTER, H. 1923: Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. *Jb. Wiss. Bot* 62, 145–213.
- WALTER, H. 1924: Plasmaquellung und Wachstum. *Z. Bot.* 26, 353–417.
- WALTER, H. 1929: Die osmotischen Werte und die

- Kälteschäden unserer wintergrünen Pflanzen während der Winterperiode. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **47**, 338–348.
- WALTER, H. 1929: Die Winterschäden an unseren immergrünen Pflanzen während der Kälteperiode Januar–März 1929 und ihre Ursachen. *Die Naturwissenschaften* **17**, 854–859.
- WALTER, H. 1931: Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. 174 pp. G. Fischer, Jena.
- WALTER, H. 1936: Nährstoffgehalt des Bodens und natürliche Waldbestände. *Silva* **24**, 201–205 und 209–213.
- WALTER, H. 1936 a: Zur Frage nach dem Endzustand der Entwicklung von Waldgesellschaften. *Der Naturforscher* **13**, 151–155.
- WALTER, H. 1936 b: Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika). *Jb. Wiss. Bot.* **84**, 58–222.
- WALTER, H. 1939: Grasland, Savanne und Busch der ariden Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jb. Wiss. Bot.* **87**, 750–860.
- WALTER, H. 1943: Die Vegetation Osteuropas. 2. Aufl. Verlag Parey, Berlin.
- WALTER, H. 1952: Eine einfache Methode zur ökologischen Erfassung des CO₂-Faktors am Standort. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **65**, 175–182.
- WALTER, H. 1954: Klimax und zonale Vegetation. *Angew. Pflanzensoziologie (Festschrift AICHINGER)* **I**, 144–150.
- WALTER, H. 1955: Die Klimadiagramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für ökologische, vegetationskundliche und landwirtschaftliche Zwecke. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **68**, 331–344.
- WALTER, H. 1960: Standortlehre, analytisch-ökologische Geobotanik (Einführung in die Phytologie, Band III) 2. Aufl., 566 pp. Ulmer-Verlag, Stuttgart).
- WALTER, H. 1967 a: Das Pampaproblem in vergleichend ökologischer Betrachtung und seine Lösung. *Erdkunde* **21**, 181–203.
- WALTER, H. 1967 b: The pampa problem and its solution. 15 pp. Publ. ITC-UNESCO Centre. Delft. The Netherlands, 18 pp.
- WALTER, H. 1967 c: Die physiologischen Voraussetzungen für den Übergang der autotrophen Pflanzen vom Leben im Wasser zum Landleben. – *Z. Pflanzenphysiologie* **56**, 170–185.
- WALTER, H. 1968: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II: Die gemäßigten und arktischen Zonen. 1001 pp. Jena-Stuttgart.
- WALTER, H. 1971/72: Ökologische Verhältnisse und Vegetationstypen in der Intermontanen Region des westlichen Nordamerikas. *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* **110/111**, 111–123.
- WALTER, H. 1972: Der Wasserhaushalt der Pflanzen in kausaler und kybernetischer Betrachtung. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **85**, 301–313.
- WALTER, H. 1973: Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. I: Die tropischen und subtropischen Zonen. 3. Aufl. 743 pp. Jena-Stuttgart.
- WALTER, H. 1974: Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. (In *Vegetationsmonogr. d. einzelnen Großräume*, Bd. VII) 453 pp. Stuttgart.
- WALTER, H. 1975: Besonderheiten des Stoffkreislaufes einiger terrestrischer Ökosysteme. *Flora* **164**, 169–183.
- WALTER, H. 1976: Die ökologischen Systeme der Kontinente. (Biogeosphäre) 131 pp. Stuttgart.
- WALTER, H. 1979: Vegetation und Klimazonen. Ökologische Gliederung der Geo-Biosphäre. 4. Aufl. 342 pp. UTB 14, Stuttgart.
- WALTER, H. 1981: Über Höchstwerte der Produktion von natürlichen Pflanzenbeständen in NO-Asien. *Vegetatio* **44**, 37–41.
- WALTER, H. und BAUER, G. 1937: Über das Einrollen der Blätter bei Farnen und Blütenpflanzen. *Flora* **131**, 387–399.
- WALTER, H. and BOX, E. O. 1983: Overview of Eurasian deserts and semideserts, pp. 3–269 (In: *Ecosystems of the World*, Vol. 5). Amsterdam.
- WALTER, H. und HABER, W. 1957: Über die Intensität der Bodenatmung mit Bemerkung zu den Lundegårdshschen Werten. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **70**, 275–282.
- WALTER, H., HARNICKELL, E. und MUELLER-DOMBOIS, D. 1975: Klimadiagramm-Karten der einzelnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung der Erde. *Veget. Monographien der einzelnen Großräume*, Bd. 10, Stuttgart.
- WALTER, H. und KREIB, K. 1970: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre öko-physiologische Bedeutung. 306 pp. *Protoplasmatologia* **11/C/6**. Wien.
- WALTER, H. und LIETH, H. 1960–67: Klimadiagramm-Weltatlas. Jena.
- WALTER, H. y MEDINA, E. 1971: Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Bol. Socied. Venez. de Cienc. Natur* **29**, 211–240.
- WALTER, H. and STADELMANN, E. 1968: The physiological prerequisites for the transition of autotrophic plants from water to terrestrial life. *Bio Science* **18**, 694–701.
- WALTER, H. und STEINER, M. 1936: Die Ökologie der ostafrikanischen Mangroven. *Ztschr. f. Bot.* **30**, 63–193.
- WALTER, H. und STRAKA, H. 1970: Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik, 2. Aufl., 478 pp., Stuttgart.
- WALTER, H. und VOLK, H. 1954: Die Grundlagen der Weidewirtschaft in SW-Afrika. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- WALTER, H. und WALTER, E. 1953: Das Gesetz der relativen Standortskonstanz; das Wesen der Pflanzengemeinschaften. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **66**, 227–235. Neudruck in: LAUER, W. und KLING, H.-J. (Hg.): *Pflanzengeographie*. Wiss. Buchges., Bd. CXXX 1978, pp. 170–184. Darmstadt.

- WALTER, H. und ZIMMERMANN, W. 1952: Ökologische CO₂-Absorptionsmessungen in verschiedenen Pflanzenbeständen. Z. f. Bot. **40**, 251–268.
- WEAVER, J. E. und CLEMENTS, F. E. Plant Ecology (2. ed.) 1938.
- WEGENER, A. 1936: Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. 5. Aufl. 231 pp. Braunschweig.
- WEISCHET, W. 1977: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – 127 pp., Teubner-Verlag Stuttgart.
- WEISSENBOCK, G. 1969: Einfluß des Bodensalzgehaltes auf Morphologie und Ionenspeicherung von Halophyten. Flora B, **158**, 369–389.
- WENT, F. W., et al 1948, 1949, 1956: Ecology of desert plants I–IV, Ecology **29**, 242–353, **30**, 1–13 and 26–38, **37**, 317–330.
- WENT, F. W. and STARK, N. 1968: Mycorrhiza. Bio Science **18**, 1035–1039.
- WHITE, L. P. 1970: Brousse tigrée patterns in Southern Niger. J. Ecol. **58**, 549–553.
- WHITE, L. P. 1971: Vegetation stripes on sheet wash surface. J. Ecol. **59**, 615–622.
- WHITTAKER, R. H. 1970: The biochemical ecology of higher plants. in: SANDHEIMER, E. & J. B. SIMEONE (ed.): Chemical Ecology. Acad. Press/New York pp. 43–70.
- WHYTE, R. P. 1976: Bioclimatic and taxonomic consequences of tectonic movement and orogeny. Ann. Arid Zone (Jodhpur) **15**, 247–269.
- WILHELMY, H. 1954: Die klimamorphologische und pflanzengeographische Entwicklung des Trockengebiets am Nordrand Südamerikas seit dem Pleistozän. – Die Erde (1954), 244–273.
- WILLERT, D. J. von, 1968: Tageswassermengen des Ionengehalts in *Salicornia europaea* in Abhängigkeit vom Standort und von der Überflutung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **81**, 442–449.
- WILMANN, O. 1978: Ökologische Pflanzensoziologie. 2. Aufl. UTB 269 351 pp., Heidelberg.
- WOODÉLL, S. R. J., MOONEY, H. A. and HILL, A. J. 1968: The behaviour of *Larrea divaricata* (Creosote bush) in response to rainfall in California. J. Ecol. **57**, 37–44.
- YUNATOV, A. A. et al. 1979: Vegetationskarte der Mongolischen Volksrepublik 1 : 1 500 000. Akademia Nauk SSSR ai MNP. Moskva (Russisch).
- YURTSEV, B. A. 1972: Phytogeography of Northeastern Asia and the problem of transberingian floristic interrelations. In: Alan GRAHAW (ed): Floristics and Palaeofloristics of Asia and Eastern North America. pp. 24–30. Amsterdam-London-New York.
- YURTSEV, B. A. 1974: Steppengesellschaften der Chukotka-Tundra und die «Tundrasteppen» des Pleistozän. – Bot. Z. **59**, 484–501 (Russisch).
- YURTSEV, B. A. 1981: Relikte von Steppenkomplexen in Nordostasien. 168 pp. Verlag «Nauka», Novosibirsk (Russisch).
- ZELLER, O. 1951: Über Assimilation und Atmung bei tiefen Temperaturen. Planta **39**, 500–526.
- ZELLER, O. 1973: Blürrhythmik von Apfel und Birne im tropischen Hochland von Ceylon. Gartenbauwiss. **38**, 322–342.
- ZELNIKER, J. L. 1968: Wege der öko-physiologischen Untersuchung von Pflanzen in Waldgemeinschaften. – Probleme der Botanik X, 5–18. Leningrad (Russisch).
- ZIEGLER, H. und VIEWEG, H. 1970: Poikilohydre Pteridophyten (Farngewächse). In WALTER, H. und KREB, K.: Die Hydratation und Hydratur des Protoplasmas. Protoplasmatologia II, C/6, Wien. pp. 88–108.
- ZOHARY, M. 1952: Hydro-economic types in the Vegetation of Near East deserts, Sympos. Biol. and Product of hot and cold deserts p. 56–67. London.
- ZUKRIGL, K., ECKHARDT, G. und NATHER, J. 1963: Standortskundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen. Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Mariabrunn, Heft 62, 244 pp., Wien.

Sachregister

A

Abfall 63, 72
Abfluß 184ff.
Abflußmenge 185
abhängige Arten 123f.
abhängige Ökosysteme 83
Abhärtung 161
Ablaufwasser 185
Absorptionsmethode 168
Acacia 12, 15
– *giraffae* 190
– *horrida* 191
– *mellifera* 192
– *seyal* 192
Acer platanoides 61
Achillea millefolium 195f., 198
Acrostichum aureum 10
Acrotriche affinis 74f.
Adhäsion 94
Aegopodium podagraria 42, 49, 52, 56ff., 65, 117f.
Ägypten 183
Äquatoriales Klima 18, 20
Äquatoriale Zone 18
Äquatoriales Zonobiom 25
Äthiopis 14
Afrika, tropisches 80
Akazienzone 192
Alaska 135f.
Alassy 139
Alëuten 195
Alkaliböden 39
Alkalihalophyten 107
Allelopathie 110
Allenrolfea occidentalis 106
Alleröd-Wärmeschwankung 141
Allium ursinum 153f.
Alopecurus pratensis 112
alpidische Gebirgsbildung 8
alpin 24
Altersphase, Urwald 135
Amazonas 211
Amphibiome 27
Anabiose 98
Anbau auf Abfluß 184
Anden 213
Anemone hepatica 155
Anfangswald 135
Annuelle 120, 172
Antarctica 14
Antarktis 13
arid 21, 32ff., 179f., 187, 204
arid gemäßigtes Klima 19
Aridität 34ff.
Arizona 80
Arktis 137

arktische Klimazone 19
arktisches Klima 21
Art 193
Artemisia tridentata 106
Arthrocnemum indicum 135
Asarum europaeum 58, 153
Aschenbestandteile 66
Aschenelemente 64
Aspergillus glaucus 92
– *niger* 91f.
Asphaltsee 215f.
Asplenium maritimum 10
Assimilathaushalt 54ff., 144, 171ff.
Assimilation 54ff., 61, 97, 148ff., 158ff., 165, 176
– apparente – 147
Assimilationsleistung 115, 173
Assoziation 127
Aster tripolium 120
Astroloma conostephioides 75
Atmung 55, 59, 97ff., 151, 155, 158ff.
Atmungsverluste 149
Atriplex confertifolia 106
– *halimus* 120
– *hortensis* 105
– *inflata* 104
– *nutallii* 106
Aufbrausungshorizont 34
ausdauernde Arten 183
Australis 12
azonale Böden 27
azonale Vegetation 27, 131

B

B_{max} 69, 72
Baeckea ericaea 75
Bakterientätigkeit 92
Banksia ornata 74ff.
Barbula aurea 97
Baumgrenze 196
Baumschicht 44, 49, 52
Baumwurzeln 118f.
– Konkurrenz 119
Beleuchtung 50f.
Beleuchtungsstärke 155ff.
BERGMANN-ALLEN-Regel 31
Beringia 139
Bestandesklima 50
Bestandsaufnahme 126
Bewässerung 5
Bewurzelung 188
Bienne 120, 172
Biogeozön 27ff., 41, 60
Biogeozön-Komplex 28f.
biologische Wüste 81

Biom 27, 29
 Biomasse 68
 Biosphäre 2ff., 29
 Biotische Ökotypen 194
 Biotop 28
 Biotopreihe 191
 Biotopwechsel 31, 131, 190f.
 Biotypen 196
 Blasenhaare 105f.
 Blattfläche 174f., 179
 Blattflächenindex 176f.
 Blattstreu 178
 Blitzschlag 78ff., 135
 Bodenalgeln 89
 Boden 27, 37, 67, 131
 – arten 187
 – atmung 164, 166ff., 169ff.
 – azonale 27
 – chemismus 67
 – fauna 40, 43
 – intrazonale 27
 –, Moder- 131
 –, Mull- 131
 – pH-Wert 111
 – profil 37f., 181
 –, Säulensolonez- 38
 –, Salz- 5, 10, 35ff., 103
 – Salzgehalt 181
 –, Sand- 73ff., 187, 192
 – schicht 48
 –, Steppen- 39, 166
 – verhältnisse 44
 – wassergehalt 74
 Boreale Klimazone 19, 21
 Boreales Zonobiom 25
Boronia caerulea 75
Bos primigenius 31
 Brand 77
 Brandflächen 78, 81
 Braunerde 37
Bromus erectus 112
 BUDYKO-Verhältnis 36

C

C3-Pflanzen 144, 146
 C4-Pflanzen 144, 146
 CAM 145
 CO₂-Absorption 163f., 169
 – Assimilation 61, 147, 176
 – Diffusion 167
 – Gaswechsel 147
 – Gehalt 155, 162, 166f.
 – Konzentration 162
 – Umsatz 97, 155
 Capensis 13
Capreolus capreolus 31
 Cardonal 207
 Cardonales 205f.

Carex pilosa 42, 52, 58ff., 65
Casuarina pusilla 74
Cataphractes 122
 Catena 28
Ceratoides lanata 106
 Chaetophorales 10
 Chamaephyten 100
 Chaparral 80
 Charakterart 123, 126
 Chivirital 206
 Chlorid 10, 104, 106, 183
 – Halophyten 107
 – Sulfat-Verbrackung 36
 Chronoisoplethen 46
Cistus albidus 102
Citellus undulatus 31
Clethrionomys 67
 collin 24
Colobanthus crassifolia 13
 compatible solutes 109
 Crassulaceen Acid Metabolism 145
 Cuticula 94

D

DAM 145
Dactylis glomerata 112
 Dämmerlicht 150
Dendrolimus pini 42
Dentaria bulbifera 55
Deschampsia antarctica 13
 Destruenten 40
 diffuse Vegetation 177, 179f.
 direkter Mineralkreislauf 82
 diurnal acid metabolism 145
 diurnaler Säure-Rhythmus 101f., 144f.
 dominante Arten 123f.
 Dornbusch 205f.
 Dornwald 207
 Druckbombe 94
 dry farming 35, 39
 Dünen 84f., 193
 Dürre 100
 Dürrezeit 182, 209
 Dunkelatmung 153

E

edaphische Ökotypen 194
 Eichenmischwald 48, 60, 62, 66
 – Krautschicht 44, 49ff., 54ff., 60, 68
 Eichenwald 63
 eigenfeuchte Pflanzen 88
 Einjährige 120
 Eislöß 138
 elfin woods 213
 Eluvialhorizont 38
 Endodermis 105

endorheisch 34
 Energiefluß 1, 40f.
 Entwicklungstypen 120
 Ephemere 73, 100, 176, 183, 186
 – Vegetation 185
 Ephemerioide 49, 53ff., 58, 61, 73, 100, 186
 Epiphyten 68, 100
 Erdkruste 6
Erica 13
 Erkältung 32
 Ertragshöhe 175
 Espinar 205, 207
 Etesienklima 20
 Eu-Biome 24, 27
 Eu-Halophyten 104ff.
 Eu-Klimatope 130, 190
 Eu-Sukkulenten 100
Eucalyptus 12, 79, 178
Euonymus verrucosa 61
 Evaporation 33, 35
 Evapotranspiration 35, 100
 Expansionstheorie 7
 extrazonale Steppeninseln 137
 – Vegetation 131

F

Fagus silvatica 148, 197
 Fauna 29ff., 211
 Feldkapazität 45ff., 60
 Felsboden 188
 Fensteralgen 89, 151
Festuca gigantea 58
 Feuchtigkeitsszahl 123
 Feuchtpflanzen 174
 Feuer 73, 76ff., 80f.
 Feuerklima 80
Ficaria verna 55
 Fichte 117, 159ff.
 Florenreiche 11ff.
 Formationen 15f.
 fossile Holzkohle 80
 Frostperiode 159
 Frostschäden 160
 Frühlingsblätter 56
 Frühlingsgeophyten 49, 53f., 124, 152
 Frühsommerpflanzen 53, 56
 Fumarolen 87
 Furchenerosion 184
 Fusain 80

G

Galapagos-Inseln 7
 Gasaustausch 159
 Gaswechsel 159
 Gebirge 29
 Gebirgsformen 193

Gebirgsklima 26
 Gebirgstypus 195
 Gebüschzone 206
 Gehölze 121
 gemäßigttes Klima 19, 21, 32
 generative Phase 175
 Geo-Biosphäre 3f., 15, 29
 Geophyten 52, 100, 186
 Gesamtstrahlung 50
 Gewitter 135
 Geysir 86
 Gips 38f.
 Glazialzeit 135, 139
 Gletscher 142
 Glykophyten 104
 Gondwana 7f.
 Grand Teton Park 81f.
 Grasbrände 80
 Grasflächen 178
 Grasland 122
 Grenzwerte, Hydratur 86ff.
 – Temperatur 86ff.
 Grönland 139
 Großer Salzsee 5
 Großklima 16f., 44
 Grünschatten 50, 150
 Grundwasser 187f.
 Grundwasserversuch, Hohenheimer 112
 Guanaco 216
 Guanoinseln 85
 Guyana 199, 212

H

Haftwasser 187
 halbimmergrüne Wälder 205, 209
 Halbwüste 43
 – Klima 19
 Halobiome 27
 Halophobe 104, 107f.
 Halophyten 10, 34, 37, 88, 103ff., 108ff., 145, 183
 – fakultative 108
 – obligate 108
 – standortsindifferente 108
 Haloserie 106
 Halo-Sukkulenz 105
 Hamada 181
 Harthölzer 173
 Hawaii 134
 Heide 73f., 76
 Helobiome 27
 Hemi-Ephemeroide 53, 55
 Hemikryptophyten 173
 Hemisaprophyten 82
 Herbivoren 40, 43, 66
 Herbstblätter 56
 Herkünfte von Baumarten 193
Hibbertia sericea 75
 – *stricta* 75

Hochmoore 141
Höhengradient 201
Höhenstufe 25, 29, 202
– alpine 24
– colline 24
– montane 24
– nivale 24
– planare 24
Höhenstufenfolge 24, 212
Höhenwachstum 114f.
Höhere Pflanzen 94
Höhlen 152
Hohenheimer Grundwasserversuch 112
Holarktis 11
Holzkohle, fossile 80
Holzpflanzen 101, 121, 173
Holzproduktion 68
Holzzuwachs 41f., 61
homoiohydre Pflanzen 88, 94, 99
humid 32ff.
Humus 44, 70f.
Hydratation 95
Hydratur 86ff., 90ff., 95ff., 103, 173, 184
– Bereiche 93
– Grenzwerte 86ff.
Hydrobiom 27
Hydrobiosphäre 3f., 29
hygromorph 186
Hygroskopizität 45, 48
Hypolaena fastigiata 75
.

I

Illuvialhorizont 38
Immergrüner Wald 205
innerandine Täler 206
Insektivoren 34
interspezifisch 110f.
interzonale Orobiome 26
intraspezifisch 110f.
Ionenkonzentration 106f.
ionenspezifischer Effekt 106
Iran 5

J

Jahresniederschläge 192
Jahresproduktion 172
Jakutien 138ff.
Jugendphase, Urwald 132
Juncus bufonius 108
– *gerardi* 104
Jungwuchs 62f.
– Ahorn 62
– Bäume 62

K

Kälteperiode 160
Kältepol 135
Kältewüste 206
Kakteen-Halbwüste 205f.
Kalahari 190, 193
Kalifornien 194
Kalkaugen 37f.
Kalkverbrückung 36
Kaltblüter 30
Karakum-Wüste 178
Kawire 5
Keimbett 124
Keimungszeit 91
Khaya senegalensis 192
Kiefer 78, 155, 193, 197
Kleinarten 197
Klima 16ff.
– äquatoriales 18, 20
–, arid gemäßigtes 18, 21
–, arktisches 18, 21
–, boreal kaltes 19, 21
–, Etesien- 20
–, Gebirgs- 19, 21
–, gemäßigtes 19, 21
–, Halbwüsten- 19
–, mediterranes 20
–, Tageszeiten- 18
–, tropisches 19, 20
–, warm temperiertes 19, 20
–, Wüsten- 19, 20
Klimadiagramm 16ff., 34, 45, 136, 200, 204, 211
Klimamosaik 204ff.
Klimatische Ökotypen 194
Klimatogramm 45
Klimax 129
Klimaxschwarm 129
Klimazonen 22f., 31
Kohlenstoff-Kreislauf 167
Kompensationspunkt 149f.
–, Licht- 149f.
komplementäre Arten 123f.
Kondensation 212
Konkurrenz 110ff., 185
– druck 112ff.
–, interspezifische 110ff.
–, intraspezifische 110ff.
– kraft 114, 122
–, Lichtverhältnisse 115, 117
Konsumenten 40f., 43
kontinentales Zonobiom 25
Kontinentalplatten 6f.
Kontinentalverschiebung 6
kontrahierte Vegetation 179f., 182, 184
Koprophagen 40
Krakatau (Vulkan) 142
Krautschicht 44ff., 66, 68ff., 118, 125
– abhängige Arten 124
– Assimilathaushalt 54f.

- Eichenmischwald 44, 49ff., 66
- Klassifikationsgrundlage 125
- Phänologie 52ff.
- Photosynthese 54f.
- Phytomasse 60, 118
- Streu 66
- Synusien 54ff., 68
- Wurzelkonkurrenz 118
- Kreislauf 40ff. 62
- aquatische Ökosysteme 40
- Herbivoren 40, 66
- kurzer 40f., 62
- langer 41, 66
- Mycorrhizapilze 81
- Streuschichtabbau 62
- terrestrisches Ökosystem 40ff.
- Krim 29
- Kroatien 134
- Krustensolonecz 38
- Kurgane 38
- Kurztagpflanzen 174, 198
- Kutinisierung 9

L

- Lake Bonneville 5
- Landpflanzen 10
- Landtiere 10
- Langtagpflanzen 174, 198
- Lappland 77
- Laubwaldökosystem 44ff.
- Abfall 63
- Assimilathaushalt 54
- Aufbau 49
- Bestandesklima 50
- Bodenverhältnisse 44
- Geophyten 54
- Großklima 44
- Herbivoren 66
- Holzuwachs 62
- Nager 67
- Phänologie 52
- Photosynthese 54
- Phytomasse 60
- Stoffproduktion 60
- Streuschicht 62, 65
- Synusien 49
- Zusammensetzung 49
- Laurasia 7f.
- Lebensformen 120, 122, 172
- Lebensvorgänge 86
- Leitungssystem 99
- Lemanea* 90
- Lepidochora* 84
- Lepidosperma carphoides* 74f.
- *laterale* 75
- Lianen 100
- Licht 147, 149f.
- atmung 147

- flecken 50
- genuß 150, 152, 154f., 214
- holz 122
- intensität 155ff., 176
- kompensationspunkt 146, 148f., 151ff., 161, 214
- sättigung 176
- verhältnisse 115, 117
- Lignotuber 79
- Limonium gmelini* 105
- Lisansee 5
- Lithobiom 27, 29
- Llanos 199, 201, 205, 208
- Löß 138f., 188
- Luftdruck 201
- Luftfeuchtigkeit 50, 93
- Lysimeter 66

M

- Malakophylle 101f.
- Mallee 79
- Mammut 139ff.
- Friedhof 141
- Mangrove 10, 103
- mediterranes Klima 20
- mediterranes Zonobiom 25
- Mikroflora 40
- Mineralisierung 77, 81, 83
- Mischbestand 114
- Mischsaat 112
- Mischwald 124
- Mittelasien 136
- Mittelozeanische Rücken 8
- Moder 131
- Modifikation 193f., 196
- Mohave-Wüste 178
- Monoklimax 129
- montan 24
- Moor 143
- Moorbrand 79
- Mosaikstruktur 134
- Mull 131
- Muttergestein 16
- Mykorrhiza 77, 81ff.

N

- Nachtatmung 157
- Nährstoffe 77
- Nährstoffelemente 65
- Nager 67, 70
- Nahrungskonsum 67
- Namib 5, 83f., 186f., 191
- Nasturtium palustre* 148
- Natrium 10
- naturnahe Wälder 126
- Nearktis 14

Nebel 5, 84f.
 – wald 205, 212f.
 Negev 184f., 188
 Nekrophagen 40
 nemoral 25
 Neogaea 14
 Neotropis 12
 Netto-Assimilation 61, 146f., 157
 Netto-Photosynthese 97, 153, 155ff., 162
 Netto-Produktion 61, 122
 Nicht-Halophyten 104, 197f.
Niebla josecuervoi 97
 Niedere Pflanzen 86
 Niederschlag 177
 nival 24
 Nordsibirien 30
Nothofagus 12
 Notogaea 14
 Nyssa 80

O

Oaseneffekt 33
 obligate Halophyten 108
 Oecospecies 197
 Ökogramm 106
 Ökokline 190ff.
 Ökologische Gruppen 28, 53
 Ökologische Reihen 111
 Ökologisches Optimum 130, 143
 Ökosysteme 2, 15f., 40ff., 68ff., 83ff.
 –, abhängige 83ff.
 –, Besonderheiten 40
 –, Definition 1
 –, Dünen- 83ff.
 –, Einflußfaktoren 16
 –, feuerabhängige 73ff.
 –, Gras- 69
 –, Herbivore 43
 –, krautige Vegetation 68
 –, Kreisläufe 40f.
 –, Nebel- 83ff.
 – ohne Produzenten 83
 –, Primärproduktion 40, 43
 –, Regulation 41
 –, semiaquatische 4
 –, terrestrische 40ff.
 –, Wasserhaushalt 44
 –, Wüsten- 72
 Ökotone 22, 25, 206
 Ökotypen 190 ff.
 offene Baumfluren 121
Oidium 90f.
 opad 72
 Optimalphase, Urwald 133, 135
 Optimum, ökologisches 113
 – physiologisches 113
 Orientalis 12, 14
 Orinoco 215

Orobiome 24ff., 29, 211ff.
 –, interzonale 26
 –, multizonale 26
 –, Sub- 26
 –, unizonale 26
 –, Venezuela 211ff.
 Orogenese 24
 osmotische Anpassung 104
 osmotischer Wert 90
 osmotisches Potential 106
 Ostafrika 82
 Osteuropa 38
 otpad 73
Oxalis acetosella 116, 118, 148ff., 162
 Ozeanboden 6f.

P

Paläarktis 14
 Paläo-Ökologie 6
 Paläotropis 12
 Pamir 140
 Pampa 20, 23
 Pangaea 7f.
 Paraklimax 129
 Páramos 205f.
 Passat 205
 Passatwald, feuchter 209
 Passatwind 202, 206
 Pedobiome 24, 27, 29, 140, 211
 – Permafrost 140
 – Venezuela 211
 Peinobiom 27
 Peino-Helobiom 211
Penicillium glaucum 90f.
 Perenne 120, 173
 Periglazial 138
 Permafrost 135, 139ff.
 Pflanzengemeinschaft 123f., 127, 129
 Pflanzenmasse 182
 Pflanzensoziologie 125ff.
 pH-Wert 111
 Phänologie 52, 70
 Photosynthese 54ff., 58f., 61, 144ff., 153, 171f.
Phyllota pleurandroides 75
 – remota 76
 physiologisches Optimum 111, 113
 Phytologie 1
 Phytomasse 41ff., 59ff., 69ff., 76
 Phytophagen 40f., 43
 Phytotron 198
 Phytozönosen 28
Picea excelsa (= *abies*) 159ff., 197
 PICHE-Evaporimeter 34
 Pico Bolívar 205
 Pilze 28
 – Mykorrhiza 77, 81ff.
 – Symbionten 83
Pinus cembra 160
 – radiata 104

– *sylvestris* 193, 197
Pistacia lentiscus 102
 – *terebinthus* 102
 Plakor 130
 planar 24
 Plattentektonik 6
 Pleistozän 141
 Plenterphase, Urwald 133, 135
Podocarpus 213
 Pods 39, 138
 poikilohydre Pflanzen 88f., 100
 polar 25
 Pollen 140
 – analyse 135, 138, 141f.
 – spektrum 139
 Polsterpflanzen 103
 Polwanderung 6
 Polyhybriden 196
 Polyklimax 129
 Postglazial 135, 141
 potentielle Evaporation 204
 potentielle Verdunstung 69
 potentieller osmotischer Druck 102, 104, 183f.
 Primärproduktion 40, 43, 59ff., 72, 144, 173
 prirost 72
 Produktion 72, 175
 –, Brutto-
 –, Netto- 61, 122
 –, Primär- 40, 43, 59ff., 72, 144, 173
 Produktivität 178
 Produzenten 40f., 43
 Prokaryonten 9
Prosopis africana 192
 Provenienz 193, 198
Prunus laurocerasus 160f.
 Psammobiome 27, 29
 Psammophyten 184
 Pseudo-Halophyten 104
 Psilophyten 9f.
Pulmonaria obscura 57
 pyrophil 81
 Pyrophyten 73, 76, 79

Q

Quellkörper 89f.
 Quellung 89f.
 Quellungsdruck 90
 Quellungsgrad 97
 Quellungskurve 89f.
Quercus coccifera 102
 – *ilex* 102

R

Rangstufen, ökol. Einheiten 29
 Rassen 193
 RAUNKIAERsche Lebensformen 15, 100

Rayonen 27
 Reinbestand 114
 Reinsaat 112
 Rekreto-Halophyten 105f.
 Relative Dampfspannung 90, 99
 relative Standortskonstanz 31, 131, 190ff.
 Respiration (s. Atmung) 160
Rhigozum trichotomum 122, 191
Rhizopus nigricans 90, 92
 Rio Negro 201
 Rivier 191
 Rotation, in Mischbeständen 124

S

Sachalin 173
 Sättigungsdefizit 184
 Säulensolonez 38
 Säurerhythmus 144
 Säurezeiger 122
 Saison-Regenwald 211f.
Salicornia rubra 106
 – *utahensis* 106
 Salz 4, 38f., 103, 181
 – anreicherung 34
 – austausch 4
 – belastung 104
 – böden 5, 10, 35ff., 103
 – drüsen 105f.
 – faktor 4
 – haushalt 105
 – herkunft 107
 – ionen 106
 – kompartmentierung 109
 – kruste 5, 37
 – marschen 120
 – pflanzen 34f., 103, 107
 – resistenz 108f.
 – standort 109
 – sumpfung 5
 – toleranz 108
 – zyklus 4
 Samenvorrat, Wüstenböden 185
 Sand 84
 – boden 73ff., 187, 192
Sarcobatus vermiculatus 106
 Saugspannung 119f.
 Savanne 43, 81, 121
 Schattenblätter 56
 Schattenhölzer 122
 Schattenpflanzen 148f., 151, 162, 174
 Schaumböden 179
 Schichtfluten 184
 Schichtschlußbestand 133
 Schlußwald 135
 Schneecalgen 87
 Schneegrenze 205
Schoenus tepperi 74f.

Schwarzerde 37ff., 70, 167
 Schwarzwasserwald 211
 Schwefelquellen 215
Scilla sibirica 54f., 59
 Seitenmoränen 142
 Selektionswert 196
 Sekundär poikilohydre Pflanzen 96
 Selva decidua 205
 Selva de nieblas 212
 Selva nublada 206, 212
 semiarid 20
 Senkwasser 187
 Sibirien 134ff., 141
Sinapis alba 176
 Siwasch 5
 Sklerophylle 74, 101f., 121
 Sodaverbrückung 36
 Solod 39, 136
 Solonez 5, 37ff.
 Solontschak 36ff.
 Solonzierung 36
 Sommerarten 49, 58
 Sommerblätter 56
 Sommerphemere 185
 Sommerregenzone, tropische 21
 Sonnenblätter 56
 Sonnenpflanzen 148f.
 Spätglazial 138f., 141
 Spätpleistozän 135
 Spätsommerarten 58
 Spaltenweite 165
 Spaltöffnungen 165
 Species 193
 Sporenkeimung 90
Stachys sylvatica 58
 Stärke 57
 standortsindifferente Halophyten 108
 Stauden 173
 Steinpflaster 89
 stenohydre Xerophyten 101
 Steppe 30, 43, 121f., 135ff.
 – böden 39, 166
 – filz 79
 – klima 21
 – wald 136
 Stickstoffdüngung 174
 Stickstoffzeiger 122
 Stoffgewinn 153, 158
 Stoffkreislauf 1, 41, 68, 81
 Stoffproduktion 60, 77, 113ff., 155ff., 176
 Strahlung 50
 Strauchschicht 44, 49
 Streu 62, 64ff., 72, 77
 – fall 64
 – schicht 48, 125
 Sturzregen 204
Suaeda maritima 109
 Sub-Orobium 26
 Sub-Zonobium 24, 29, 205
 subtropisch 32

–, Trockenzone 21
 –, Zonobium 25
 Sudan 192
 Südafrika 80
 Südastralien 73ff.
 Südwestafrika 5, 83, 177f., 186, 190
 Sukkulente 101f., 179
 – wald 207
 Sukkulenz 105
 Sukzession 129f., 142f.
 Sulfathalophyten 107
 Surtsey (Vulkan) 143
 Syntaxonomie 125
 Synusien 27ff., 53ff., 59f., 68, 123ff.

T

Tafelberge 214
 Tagesausbeute 157
 Tagesbilanz 155ff.
 Tagesbilanzausgleich 154
 Tagesbilanzpunkt 158
 Tageslänge 174
 Tageslichtsumme 155
 Taimyr-Halbinsel 30
 Takyre 5, 89
 Taltypus 195
Tamarix 188
Taraxacum officinale 194
Taxodium 80
 Temperatur 50, 86, 155ff., 175, 201
 Temperatur 86ff.
 –, Grenzwerte 86ff.
 –, Maxima 87
 –, Minima 87
 Tepui 214f.
 Terrestrische Ökosysteme, Kreislauf 40ff.
 Tethys 7f.
 Thermo-Karst 139
 Therophyten 100
Thymus vulgaris 102
 Tieflandformen 193
 Tiefseebohrungen 6
 Tierra caliente 205
 – fria 205
 – helada 205
 – templada 205
 Tierregionen 11f.
 Tierwelt, zonale Verbreitung 29
Tilia cordata 61
 Tintenstriche 89
 Tjenshan 136
 Tonboden 187f., 192
 Totes Meer 5
 Transpiration 76, 95, 162, 182
 Trichohalophyten 105
 Trockener Passatwald 208
 Trockenfluß 191
 Trockengebiete 187

Trockengewicht 175
 Trockengrenze 32ff., 36
 Trockenmasse 64
 Trockenpflanzen 174
 Trockenresistenz 100
 Trockensubstanz 114
 – bildung 171
 – gehalt 197
 – produktion 176, 178
 Trockenwald 192
 Trockenzeiten 211
 Tropen 199ff.
 tropisch 18, 21, 25, 32, 80, 82, 199, 209
 Tundra 135ff., 140f.

U

Übergangsphase 53
 Übergangswald 135
Ulmus montana 61
 Ultrafilter 105
 unizonal 26
 Unterwuchs 119
 Urökosysteme 9
 Urwald 131ff.
 –, Altersphase 135
 –, Jugendphase 132
 –, Mosaikstruktur 134
 –, Optimalphase 133, 135
 –, Plenterphase 133, 135
 –, Zerfallsphase 133ff.
 Usambara-Berge 82
Ustilago avenae 92

V

Vakuum 94
 Vegetation
 – diffuse 179f, 182, 184
 –, kontrahierte 179f., 182, 184
 –, pyrophile 81
 Vegetationsabfolge 142
 Vegetationsdichte 177
 Vegetationseinheiten 81
 Vegetationsgliederung 205
 Vegetationskunde 25ff.
 Vegetationsmosaik 199ff.
 Vegetationsstufen 205
 Vegetationszeit 52, 55
 Venezuela 199ff.
 Verbrückung 36f.
 Verdunstung 33f., 187
 –, potentielle 69
 Verjüngung 131
 Verjüngungsphase, Urwald 132, 135
 vesicular strata 179
Viburnum tinus 102
 vikariierende Arten 197

Viviparie 197
 Vorgebirgstypus 195
 Vulkanausbrüche 142
 Vulkane 143

W

Wachstum 91ff., 112, 146
 Wachstumskurven 113
 Wadi 181, 185
 Wadi Hoff 180f.
 Wärmeäquator 199
 Wald 121
 –, tropisch 82
 Waldbau 126
 Waldbodenpflanzen 155
 Waldbrände 73, 79f.
 Waldgrenze 205
 Waldhochmoor 211
 Waldpilze 83
 Waldschatten 58
 Waldschichten 44
 Waldsteppe 39, 45, 60
 Waldtundra 141
 Wallacea 14
 Wasserabgabe 182
 Wasseraktivität 94
 Wasseransprüche 192
 Wasserbilanz 95, 176, 183, 204f.
 Wasserfaktor 177
 Wasserführung 189
 Wassergehalt 46, 48, 98, 181
 Wasserhaushalt 85f., 180, 184, 186f.
 Wasserkapazität 45, 181, 187
 Wassermenge 45
 Wasserpflanzen 190
 Wasserpotential 94
 Wassersättigungsdefizit 183
 Wasserspeicherung 188
 Wasserumsatz 181
 Wasserverhältnisse 187
 Wasserversorgung 100
 Wasserverteilung 75
 Wasservorrat 47
 wechselfeuchte Pflanzen 88
 WEGENERSche Theorie 6
 Weichhölzer 173
 Welkepunkt 45f., 60, 181
 Weltwasserbilanz 3
Welwitschia mirabilis 10
 Westsibirien 69
 Wettbewerb 110f., 113f., 115, 117, 120, 124
 –, interspezifischer 110f.
 –, intraspezifischer 110f.
 Wetter 16
 Wiesensteppe 70
 Wilddichte 124
 Wildfauna 81
 Wind 51, 162

Windbruch 143
 Windgeschwindigkeit 163
 Winterephemere 185
 Winterregen 21
 Winterruhe 53, 196
 Winterweizen 158
 Witterung 6, 51
 Wolkenstufe 201
 Wolkenwald 206, 212f.
 Wüchsigkeit 113f.
 Wüste 21, 32, 72, 177, 185ff.
 Wurzelatmung 168, 170
 Wurzelknöllchen 77
 Wurzelkonkurrenz 83, 110, 116ff.
 Wurzeltiefe 188
 Wurzelverhältnisse 122

X

Xanthorrhoea australis 74ff.
 Xeromorphie 186
 –, Kümmerformen 92
 Xerophyten 101f., 137, 184
 –, malakophylle 101
 –, sklerophylle 101
 –, stenohydre 101
 Xylophagen 42

Y

Yedoma 138

Z

Zeigerwert 122f.
 Zerfallsphase, Urwald 133ff.
 zonale Vegetation 129ff., 190
 Zonation 129f.
 Zonierung 152
 Zonobiome 20ff., 29, 31
 –, äquatoriales 25
 –, boreales 25
 –, gemäßigtes 25
 –, Gliederung 22
 –, kontinentales 25
 –, mediterranes 25
 –, nemorales 25
 –, polares 25
 –, subtropisches 25
 –, tropisches 25
 –, Venezuela 205
 –, warmtemperiertes 25
 Zonoökotone 20, 22ff., 31
 Zoophagen 40
 Zuwachs 62ff.
 zyklische Dynamik 134f.
 zyklisches Salz 4f.

Weitere Werke des Autors

- | | |
|----------------------------------|--|
| Walter | Bekenntnisse eines Ökologen
Erlebtes in 8 Jahrzehnten und auf Forschungsreisen in allen Erdteilen mit Schlußfolgerungen.
3., erweiterte Aufl. 1982. XII, 365 S., 13 Abb., 7 Kartenskizzen, kart. DM 19,- |
| Walter | Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre)
1976. VIII, 131 S., 63 Abb., 20 Tab., kart. DM 36,- |
| Walter | Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens
1974. XII, 452 S., 363 Abb., Gzl. DM 158,- |
| Walter/Harnickell/Müller-Dombois | Klimadiagramm-Karten
der einzelnen Kontinente und ökologische Klimagliederung der Erde. Eine Ergänzung zu den Vegetationsmonographien
1975. 9 großformatige Klimadiagramm-Karten, mit Erläuterungstext, VI, 36 S., 14 Abb., in einer Leinenkassette DM 89,- |
| Straškraba/Gnauck | Aquatische Ökosysteme
Modellierung und Simulation
1983. Etwa 300 S., 154 Abb., 56 Tab., Gzl. etwa DM 64,- |
| Tischler | Einführung in die Ökologie
2., überarbeitete und erweiterte Aufl., 1979.
X, 306 S., 100 Abb., kart. DM 32,- |
| Tischler | Ökologie
Mit besonderer Berücksichtigung der Parasitologie
1975. 125 S., 27 Abb., Tb. DM 9,80 UTB 430 |
| Kreeb | Ökologie und menschliche Umwelt
Geschichte - Bedeutung - Zukunftsaspekte
1979. X, 204 S., 15 Abb., Tb. DM 19,80 UTB 808 |
| Tischler | Biologie der Kulturlandschaft
Eine Einführung
1980. X, 253 S., 70 Abb., kart. DM 29,- |



Gustav Fischer Verlag · Stuttgart · New York

Ökologie der Wälder und Landschaften

Hartmann/Jahn

Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen

Tabellen, Grundlagen und Erläuterungen
1967. Textteil: VIII, 636 S., Gzl. Tabellenteil:
50 Tabellenausschlagtafeln, 2 Klimakarten, beide
Bände in Schuber DM 210,-

Mayer

Wälder des Ostalpenraumes

Standort, Aufbau und waldbauliche Bedeutung
der wichtigsten Waldgesellschaften in den Ost-
alpen samt Vorland.

1974. XVI, 344 S., 63 Abb., 11 Tab.,
Gzl. DM 154,-

Hartmann/Schnelle

Klimagrundlagen natürlicher Waldstufen und ihrer Waldgesellschaften in deutschen Mittelgebirgen

H. W. Moll. 1970. XV, 175 S., 106 Abb.,
Gzl. DM 84,-

Hartmann

Mitteleuropäische Wälder

Zur Einführung in die Waldgesellschaften des
Mittelgebirgsraumes in ihrer Bedeutung für
Forstwirtschaft und Umwelt. Ein Bildband.

1974. XX, 214 S., 212 Abb., Gzl. DM 89,-

Geobotanica selecta

Braun-Blanquet

Die inneralpine Trockenvegetation

Von der Provence bis zur Steiermark
1961. VIII, 273 S., 78 Abb., 59 Tab.,
Gzl. DM 148,-

Quézel

La Végétation du Sahara

Du Tchad à la Mauritanie
1965. XII, 333 S., 72 Abb. im Text, 18 Abb. auf
4 Farbtafeln, 15 Karten, 93 Tab., Gzl. DM 190,-

Zohary

Geobotanical Foundations of the Middle East

In 2 Volumes.
1973. XXIV, 739 pp., 279 fig., 8 col. plates, 7 col.
maps, cloth DM 420,-
(In Gemeinschaft mit Swets & Zeitlinger,
Amsterdam)

Horvat/Glavač/Ellenberg

Vegetation Südosteuropas

1974. XXXII, 768 S., 412 Abb., 153 Tab., 2 farb.
Vegetationskarten, Maßstab 1 : 3 Mill./1 : 500 000,
Gzl. DM 380,-

Ernst

Schwermetallvegetation der Erde

1974. X, 194 S., 45 Abb., 100 Tab., Gzl. DM 162,-



Gustav Fischer Verlag · Stuttgart · New York

Bestellkarte

Ich bestelle aus dem Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, über die Buchhandlung

Expl. Walter, Ökologie der Erde Bd. 2

Expl. Walter, Ökologie der Erde Bd. 3

30390 Expl. Walter, Bekenntnisse, DM 19,—

30234 Expl. Walter, Ökol. Systeme, DM 36,—

20133 Expl. Walter, Vegetation Osteuropas, DM 158,—

30194 Expl. Walter, Klimadiagramm-Karten, DM 89,—

Expl.

Expl.

Expl.

Preisänderungen vorbehalten

Datum: Unterschrift:

Wenn Sie sich über weitere Neuerscheinungen des GUSTAV FISCHER VERLAGS, STUTTGART, auf ihrem Fachgebiet unterrichten wollen, schicken wir Ihnen auf Wunsch laufend kostenlos Informationen zu. Interessengebiete bitte ankreuzen und Karte ausgefüllt zurückschicken.

Medizin

- ☐ Biophysik, Physik
- ☐ Biochemie, Physiolog. Chemie, Chemie
- ☐ Hystochemie, Zytochemie
- ☐ Biologie
- ☐ Genetik
- ☐ Physiol., Ernährungswiss.
- ☐ Anatomie, Embryologie
- ☐ Zytologie, Histologie
- ☐ Pathologie
- ☐ Pathologische Anatomie
- ☐ Pathologische Physiologie
- ☐ Medizinische Mikrobiologie, Virologie, Parasitologie
- ☐ Hygiene
- ☐ Pharmakologie, Pharmakotherapie, Toxikologie
- ☐ Innere Medizin, Allgemeines
- ☐ Herz, Kreislauf, Angiologie
- ☐ Respirationsorg., Tuberkul.
- ☐ Stoffwechsel, Endokrinologie, Verdauungskrankheiten
- ☐ Hämatologie, Serologie
- ☐ Infektionskrankheiten
- ☐ Immunologie, Allergologie
- ☐ Geriatrie
- ☐ Chirurgie, Orthopädie, Unfallheilk., Anästhesie, Urologie
- ☐ Gynäkol., Geburtsh., Perinatal.
- ☐ Pädiatrie
- ☐ Neurologie

- ☐ Psychiatrie, Psychotherapie, Psychosomatik
- ☐ Psychologie
- ☐ Ophthalmologie
- ☐ Oto-Rhino-Laryngologie, Sprachtherapie, Zahnheilk.
- ☐ Dermatologie, Venerologie
- ☐ Röntgenologie, Nuklearmedizin, Strahlenheilkunde
- ☐ Physikal. Med., Rehabilitation
- ☐ Laboratoriums- und Untersuchungsmethoden
- ☐ Med. Ass.-Berufe, Krankenpflege
- ☐ Krankengymnastik, Massage
- ☐ Sozial-, Rechtsmed., Begutacht.
- ☐ Krankenhauswesen
- ☐ Statistik, Dokument., Wörterb.
- ☐ Medizingeschichte
- ☐ Patientenliteratur
- ☐ Veterinärmedizin

Biologie

- ☐ Allg. Biol., Molekularbiol., Zytol.
- ☐ Biochemie, Biophysik
- ☐ Genetik
- ☐ Mikrobiologie
- ☐ Ökologie
- ☐ Evolution, Paläontologie
- ☐ Biogeographie
- ☐ Allg. Botanik (Morphol., Zytol., Histol., Physiol.)
- ☐ Spez. u. angew. Botanik
- ☐ Pharmazeut. Biologie

- ☐ Botan. Praktika, Methoden
- ☐ Allg. Zool. (Morphol., Zytol., Histol., Physiol., Immunol.)
- ☐ Spez. u. angew. Zoologie
- ☐ Zool. Praktika, Methoden
- ☐ Versuchstierkunde und Tierhaltung
- ☐ Verhaltensforschung
- ☐ Wasser-, Boden- und Lufthygiene
- ☐ Philosophie und Geschichte der Naturwissenschaften
- ☐ Statistik, Biometrie
- ☐ Physik, Chemie, Astronomie, Geologie
- ☐ Anthropologie, Ethnologie

Wirtschaftswissenschaften

- ☐ Allgemeines
- ☐ Wirtschaftstheorie
- ☐ Wirtschaftspolitik
- ☐ Wirtschaftsordnung
- ☐ Finanzwissenschaft
- ☐ Statistik und Ökonometrie
- ☐ Außenwirtschaft und Entwicklungsländer
- ☐ Empir. Wirtsch.- u. Sozialforsch.
- ☐ Wirtschafts- u. Sozialgesch.
- ☐ Geschichte der Wirtschaftswiss. Lehrmeinungen
- ☐ Soziologie — Polit. Wissensch.
- ☐ Arbeits- u. Wirtschaftsrecht
- ☐ Betriebswirtschaftslehre

Absender

.....

.....

.....

Bitte
ausreichend
frankieren

Werbeantwort/Postkarte

An die Buchhandlung

.....

.....

.....

Ich bitte um kostenlose Zusendung von

- ☐ Teilverzeichnis Biologie / Medizin
- ☐ gft-Verzeichnis

Walter, Ökologie I. III. 83. 3,3. nn.
Printed in Germany

Absender
(Studenten bitte Heimatanschrift angeben):

.....

.....

.....

Bitte
ausreichend
frankieren

Werbeantwort/Postkarte

Beruf:

Ich bitte um kostenlose Zusendung von

- ☐ Teilverzeichnis Biologie / Medizin
- ☐ gft-Verzeichnis

Walter, Ökologie I. III. 83. 3,3. nn.
Printed in Germany

Gustav Fischer Verlag
Postfach 7201 43

D-7000 Stuttgart 70

Ökologie der Erde – in diesem dreibändigen Werk wird das Zusammenspiel der terrestrischen Ökosysteme in bezug auf die gesamte Geo-Biosphäre dargestellt.

Der erste Band enthält die ökologischen Grundlagen in globaler Sicht. Der Begriff „Biosphäre“ wird unter Berücksichtigung der geologischen Vergangenheit erläutert. Die Grundvoraussetzungen für aktive Lebensvorgänge (Temperatur und Wasser) sowie der Wettbewerbsfaktor zwischen den Lebewesen (Wachstum, Lichtverhältnisse, Wurzelkonkurrenz) werden im Zusammenhang diskutiert. Kapitel über die Sukzessionslehre, den Klimaxbegriff, das Gesetz der relativen Standortkonstanz und über den Stoffwechsel der Ökosysteme in feuchten und trockenen Gebieten vermitteln dem Leser die nötigen Grundkenntnisse zum Verständnis der in Vorbereitung befindlichen Bände.

Band 2: Spezielle Ökologie der tropischen und subtropischen Zonen.

Band 3: Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen.

UTB
GROSSE
REIHE

Biologie

ISBN 3-437-20297-9
